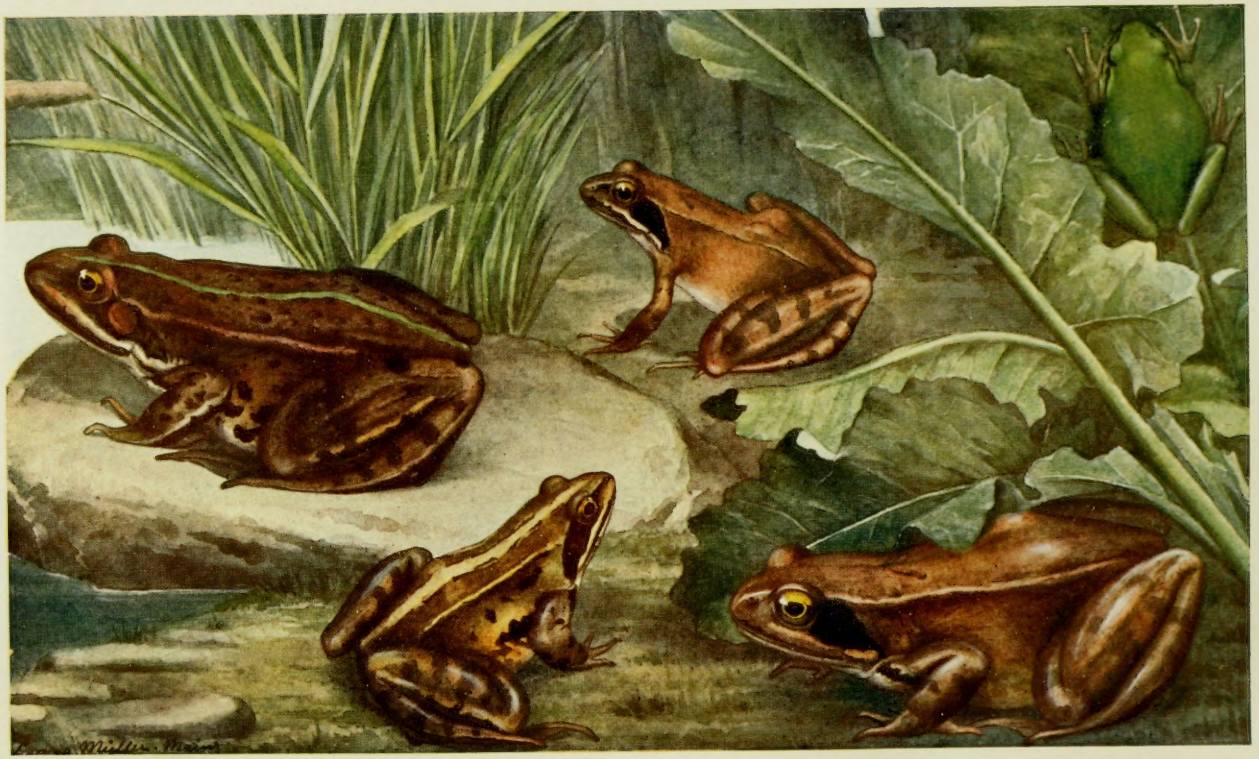
FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY



Wasserfrosch *(Rana esculenta).* Springfrosch *(Rana agilis).* Laubfrosch *(Hyla arborea).*
Moorfrosch *(Rana arvalis).* Grasfrosch *(Rana muta).*

Verlag von Dr. Werner Klinkhardt, Leipzig.

/7/1925/collated O.K.
AMERICAN MUSEUM
NATURAL HISTORY

Monographien einheimischer Tiere
Herausgegeben von
Prof. Dr. H. E. Ziegler, Jena und Prof. Dr. R. Woltereck, Leipzig
Band I.

DER FROSCH

59.78

Zugleich eine Einführung in das praktische Studium des Wirbeltier-Körpers

Von

Dr. Friedrich Hempelmann

Mit einer farbigen Tafel und neunzig Abbildungen im Text

Leipzig 1908 • Verlag von
Dr. Werner Klinkhardt

25-100839-Cct9

MEINEM VATER

Der Verfasser.

Vorwort des Herausgebers.

Das erste Bändchen der „Monographien Einheimischer Tiere“ hat seine Entstehung im Anschluß an eine seit Jahren bewährte Einrichtung des Leipziger Zoologischen Instituts gefunden. Unsere Studenten erhalten ihre erste zoologische Ausbildung regelmäßig dadurch, daß mehrere Wochen hindurch ausschließlich der Frosch präpariert und über ihn vorgetragen wird. Erst wenn seine sämtlichen Organsysteme einzeln durchpräpariert sind, werden die Studierenden mit den anderen Wirbeltiertypen und später mit den Wirbellosen bekannt gemacht.

Diese ausführliche — praktische und theoretische — Behandlung eines, verhältnismäßig leicht verständlichen und zugänglichen Organismus hat den großen Wert, daß die Studenten zunächst einmal ein Tier wirklich kennen und verstehen lernen, alle seine Organe sehen und über ihre Funktion und Entwicklung sich das Notwendige einprägen. Sie stehen dann der später auf sie eindringenden Fülle zoologischer Erscheinungen viel besser gerüstet gegenüber als sonst wohl Anfänger, deren Interesse sich bei flüchtiger Behandlung vieler Objekte so leicht zersplittert und verflacht.

Ein ähnlicher Gedankengang hat der vorliegenden Arbeit Dr. Hempelmann's ihr besonderes Gepräge gegeben: es sollte an einem relativ einfach organisierten und dabei ebenso leicht erreichbaren wie präparierbaren Tier — wie „der Frosch“ es unstreitig ist — eine Einführung in das Studium, insbesondere auch in das praktische Studium der Wirbeltiere geboten werden. Und zwar gilt diese für jeden, auch Unvorbereiteten, der die Organisation des Wirbeltierkörpers*) allseitig, und womöglich mit eigenen Augen, kennen lernen will.

Anm.: Um jeden Leser in den Stand zu setzen, weiterhin auch die größeren anatomischen usw. Werke über Vertebraten zu lesen, wurden die Fachausdrücke nicht popularisierend umgangen, sondern durchweg in ihrer Bedeutung und Ableitung kurz erklärt.

So ist diese „Frosch"-Monographie gleichzeitig auch eine Einleitung in die weiteren, in Vorbereitung befindlichen Wirbeltiermonographien unserer Sammlung; dementsprechend mußten manche Abschnitte auf etwas breiterer Basis angelegt werden, als eine speziell dem Frosch gewidmete Arbeit es an sich erfordert hätte.

Abgesehen von dieser Aufgabe der Einführung waren dem Verfasser noch zwei weitere Aufgaben gestellt.

Zunächst sollte das Buch dem Frosch als einem Hauptobjekt des biologisch-kausalen Experiments einigermaßen gerecht werden. Der Frosch ist ja nicht nur von altersher das bevorzugte „Haustier der Physiologen", er wird auch im besondern als günstigstes Experimentierobjekt für biologisch-kausale Fragen benutzt, sei es, daß es sich um die allgemeinen Grundfragen der Entwicklungslehre, oder um Regeneration und Transplantation, oder etwa um Geschlechtsbestimmung handle. So mußte der Verfasser auch hier über die Grenzen eines bloßen Froschbuchs hinausgehen und versuchen, auch in solchen Fragen den Leser kurz zu orientieren.

Darüber durfte aber natürlich die dritte und Hauptaufgabe nicht vernachlässigt werden: die spezielle Naturgeschichte der deutschen Froschlurche in den Grundzügen dem Leser vor Augen zu führen.

Bei dieser dreifachen Aufgabe kam dem Verfasser zu statten, daß sein Objekt sicherlich zu den in jeder Beziehung bestgekannten Tieren gehört. Er wünscht, hervorgehoben zu sehen, daß ihm von den unten zitierten Werken vor allem das bekannte große Werk von Gaupp, sowie die Arbeiten von Morgan und Dürigen als Grundlagen für die vorliegende Darstellung unentbehrlich waren.

Leipzig-Gautzsch, 1. Mai 1908.

Der Herausgeber:
Prof. R. Woltereck.

Inhalt.

Seite

Einleitung 1

A. Morphologie.

I. Anatomie und Histologie. 2

1. Die Haut 4
2. Das Skelett 11
   a) die Wirbelsäule . . . 11
   b) der Schultergürtel und die Brustbeinbildungen 13
   c) der Beckengürtel . . 15
   d) das Extremitätenskelett 16
   e) der Schädel 19
3. Die Muskulatur 23
4. Das Nervensystem . . . 28
   a) das ventrale Nervensystem 29
   b) das periphere Nervensystem 34
   c) das sympathische Nervensystem 40
   d) die Sinnesorgane . . 44
5. Das Zirkulationssystem . 52
   a) das Herz 52
   b) die Blutgefäße . . . 54
   c) das Lymphgefäßsystem 62
   d) Blut und Lymphe . . 63
6. Die Ernährungsorgane . 65
7. Das Urogenitalsystem . . 74

II. Ontogenie.

1. Samenbildung. 83
2. Eibildung 87
3. Die Befruchtung 89
4. Die Furchung. 91
5. Die Gastrulation und Bildung der Keimblätter . . 94
6. Äußere Veränderungen am Keim bis zum Ausschlüpfen 97

Seite

7. Organe des äußeren Keimblattes 99
8. Organe des inneren Keimblattes 103
9. Organe des mittleren Keimblattes 105
10. Die fernere Entwicklung der Froschlarve und die Metamorphose 109

Anhang: Die hauptsächlichsten Parasiten des Frosches . 112

B. Physiologie.

I. Die Substanzen des Organismus. 116

II. Der Stoffwechsel . . . 118

1. Die Atmung 118
2. Die Nahrungsaufnahme . 121
3. Die Verarbeitung der Stoffe 125
4. Die Abgabe der Stoffe . . 127

III. Die Leistungen des Organismus.

1. Verschiedene Leistungen . 130
2. Die Muskeltätigkeit . . . 135
3. Die Nerventätigkeit . . . 139
4. Die Tätigkeit der Sinnesorgane 146

Psychologie. 149

IV. Die Physiologie der Entwicklung. 151

C. Biologie 165

D. Systematik 177

E. Die geograph. Verbreitung unserer Frösche 190

F. Paläontologie und Phylogenie 193

Einleitung.

Es gibt eine ganze Anzahl von Gesichtspunkten, unter denen wir als Zoologen ein Tier wie den Frosch zum Gegenstand unserer Untersuchung machen können. Die einfachste Betrachtungsweise begnügt sich damit, eine Beschreibung der Formen, Farben, Größe und alles anderen, was äußerlich an ihm erkannt werden kann, zu geben. Als solche Formenlehre, die im wesentlichen die Tierkunde ausmacht, wird sie Morphologie (*ἡ μορφή* = Form, Gestalt) im engeren Sinne genannt. Dringen wir dagegen tiefer in den Bau eines Organismus ein, indem wir etwa ihn öffnen und auch seine inneren Teile, seine Organe, auf ihre Form hin untersuchen, so fällt unsere Tätigkeit unter das Teilgebiet der Zoologie, welches man Anatomie (*ἀνατέμνω* = ich schneide auf) oder Zootomie nennt. Wir können auch mit Hilfe des Mikroskops die Organe des Tieres auf ihre Zusammensetzung aus Zellgeweben und einzelnen Zellen prüfen. Damit sind wir von der makroskopischen zur mikroskopischen Anatomie oder Histologie (*ὁ ἱστός* = Gewebe) gelangt.

Bis jetzt hatten wir angenommen, daß wir immer nur ein fertiges ausgewachsenes Tier, z. B. einen Frosch auf seinen gröberen und feineren Bau ansahen. Nun können wir aber auch sein allmähliches Werden aus dem Ei bis zur definitiven Größe ins Auge fassen. Dieses Entstehen eines Tieres, seine Ontogenesis (*τὸ ὤν, ὄντος* = das Seiende, *ἡ γένεσις* = die Erzeugung, das Entstehen) behandelt die Ontogenie oder Entwicklungsgeschichte. Da auch sie im wesentlichen nur Größe, Bau und Form der einzelnen Teile des sich entwickelnden Tieres zu verschiedenen Zeiten beobachtet, so wird sie zusammen mit Anatomie und Histologie unter dem Begriff der Morphologie im weiteren Sinne vereinigt.

Wieder in ein anderes Gebiet der Zoologie treten wir ein, wenn wir die Lebenserscheinungen unseres Frosches, die Funktionen seiner Organe, den Mechanismus seiner Entwicklung zu verstehen suchen. Die wegen ihrer Wichtigkeit zu einer besonderen Wissenschaft entwickelte Physiologie (*ἡ φύσις* = die Natur, das Leben) ist es, der wir dann folgen. Eng verbunden mit der Physiologie ist die erst in neuester Zeit von wissenschaftlicher Seite mehr beachtete Tierpsychologie (*ἡ ψυχή* = die Seele), die sich

mit den seelischen Vorgängen der Tiere beschäftigt. Die psychischen Äußerungen in der Lebenstätigkeit des Frosches führen uns weiter dazu, ihn in seinem Verhalten in der Natur zu studieren und die Existenzbedingungen, unter denen er lebt, kennen zu lernen. Wir haben es dann mit der Biologie (*ὁ βίος* = das Leben) im engeren Sinne [Zoologie und Botanik sowie Bakteriologie zusammengenommen bilden die Wissenschaft der Biologie oder Lehre von dem Leben im weiteren Sinne] oder der Ökologie (*ὁ οἶκος* = die Wohnung) zu tun. Ein besonderer Zweig dieser Disziplin ist die Tiergeographie, die sich mit der Verbreitung der Tiere auf der Erde befaßt.

Wir kommen nun dazu, die Stellung unseres Frosches zu seinen tierischen Verwandten zu prüfen. Das tun wir mittels der Systematik, welche die Tiere nach der größeren oder geringeren Ähnlichkeit im Bau und der Entwicklung in eine übersichtliche Ordnung bringt, ihnen feste Namen gibt und es ermöglicht, sie nach wenigen Merkmalen sicher zu bestimmen. Andererseits suchen wir uns mit Hilfe der Palaeontologie (*παλαιός* = alt, was früher war), speziell der Paläozoologie über die Vorfahren eines Tieres zu orientieren; wir verfolgen dabei seine Phylogenie (*ἡ φυλή* = der Stamm) oder Stammesgeschichte.

Im folgenden sind die bei uns in deutschen Landen einheimischen Frösche nach den eben erläuterten Gesichtspunkten behandelt. Es ist dabei ungefähr die gleiche Reihenfolge beobachtet worden, indem wir uns zuerst mit der Morphologie, dann mit der Physiologie und Ökologie befassen. Aus Gründen der Zweckmäßigkeit wurden die Systematik, geographische Verbreitung, Paläontologie und Phylogenie an den Schluß gestellt, obgleich es natürlich nicht zu vermeiden war, daß in den früheren Abschnitten schon auf die einzelnen Vertreter unserer Tiergattung Rücksicht genommen werden mußte. Es konnte dies aber um so eher geschehen, als ja die Zahl unserer Froscharten eine sehr kleine ist, und derjenige, der sich über sie orientieren möchte, dies jederzeit in dem systematischen Abschnitt tun kann. Makroskopische und mikroskopische Anatomie wurden nicht getrennt, sondern gleich im Zusammenhang bei der Besprechung der einzelnen Organe erörtert, doch so, daß immer erst die Zootomie, dann die Histologie zu Worte kommt. Anhangsweise wurde dem Abschnitt: „Morphologie“ ein kurzes Verzeichnis der häufigsten Parasiten des Frosches beigegeben.

A. Morphologie.

I. Anatomie und Histologie.

Der Frosch hat eine gedrungene Gestalt. Körperregionen, wie wir sie bei höheren Wirbeltieren finden, sind nur teilweise gegeneinander abgesetzt. Auf der Oberseite läßt sich eine vordere Partie, die etwa einer Brust- und Lendenregion entspricht, von einer hinteren Becken- oder Sakralregion unterscheiden, welch letztere einen je nach der Haltung des Tieres größeren

oder kleineren Winkel mit der vorhergehenden bildet, dergestalt, daß sie schräg nach hinten abfällt, während der vordere Teil des Rückens mehr horizontal verläuft. Wie wir später sehen werden, hat diese Knickung des Rückens, die beim Laubfrosch nicht so auffällig ist wie bei unseren anderen Froscharten, ihren Grund in der Anordnung des knöchernen Skeletts. Die Bauchseite stellt im Gegensatz zum Rücken eine einheitliche vorgewölbte Fläche dar. Ein Schwanz fehlt den erwachsenen Tieren gänzlich. Der plumpe Rumpf geht vorn durch Vermittelung einer äußerst kurzen Halsregion in den breiten Kopf über.

Am Kopf fallen die großen vorspringenden Augen auf, die durch ein oberes unbewegliches Lid und eine von unten her darübergleitende Nickhaut geschützt werden können. Sie zeichnen sich durch eine metallisch glänzende Regenbogenhaut und einen großen, tief schwarz erscheinenden Pupillenspalt aus, der etwa die Form einer mit der großen Achse horizontal liegenden Ellipse hat.

Hinter dem Auge treffen wir etwas mehr seitlich stets eine kreisrunde Stelle, an welcher die Haut straff über die darunter liegenden Teile des Schädels gespannt ist; das ist das Trommelfell, welches die Ohrhöhle nach außen abschließt.

Gegen den vorderen Rand des Kopfes zu liegen nicht allzuweit voneinander entfernt die beiden äußeren Nasenlöcher. Die Mundspalte ist sehr breit und reicht auf jeder Seite noch ein Stück weit hinter das Auge.

Am hinteren Ende des Rumpfes liegt ziemlich dorsal die Öffnung der Kloake, in welche Darm, Harnblase, Exkretions- und Geschlechtsorgane gemeinsam einmünden.

Die beiden Extremitätenpaare sind einander sehr unähnlich. Die Arme sind kurz und ()förmig gebogen, die Hinterfüße dagegen stellen lange Sprungbeine dar, welche es dem Frosch ermöglichen, im Verhältnis zu seiner Körpergröße gewaltige Sätze zu vollführen. Vorn sind vier, hinten fünf Zehen entwickelt, zu welch letzteren sich vor der inneren Zehe noch ein je nach der Art verschieden stark ausgebildeter Mittelfuß- oder Fersenhöcker gesellt. Zwischen den langen schlanken Zehen der Hinterfüße sind Schwimmhäute ausgespannt; die Finger der vorderen Extremitäten sind frei, nur ganz schmale Hautsäume verbinden sie. Beim Laubfrosch trägt jedes Finger- und Zehenende eine Haftscheibe. Auf der Innenseite der Hand und des Fußes befinden sich in verschiedener Anordnung bei den einzelnen Arten kleine Erhöhungen, die Gelenkballen.

Die nackte Haut sitzt locker um den Körper des Frosches, so daß man sie ziemlich frei bewegen kann; nur im Verlaufe später genauer zu beschreibender Linien ist sie mit der darunterliegenden eigentlichen Körperwand verwachsen. Die feuchte, schleimige Beschaffenheit kommt von Drüsen, die überall in der Haut verteilt sind. Besonders auf dem Rücken finden sich Reihen von warzigen Erhebungen, die beiden Seitenwülste, die von den Augen nach hinten bis zur Basis der Oberschenkel verstreichen, in denen zahlreiche Drüsen angehäuft sind.

Die Färbung der Haut ist je nach der Art eine verschiedene. Im allgemeinen sind der Bauch und die Kehle heller als die übrigen Hautpartien. Es herrschen grüne, braune und gelbe Töne vor, zu denen sich stellenweise rein schwarze Flecke gesellen können.

Die Geschlechter unterscheiden sich äußerlich teilweise in der Färbung und Größe, vor allem aber durch das Vorhandensein sogenannter Daumenschwielen an den vorderen Extremitäten der Männchen. Diese Daumenschwielen, welche in Gestalt von ein- oder mehrteiligen verdickten Polstern auf der der Körpermitte zugekehrten Seite der Hände liegen, treten besonders zur Zeit der Brunst deutlich hervor und pflegen dann dunkel gefärbt zu sein. Ein weiteres Kennzeichen der männlichen Frösche sind die Schallblasen, die allerdings nur bei unserem Wasserfrosch äußerlich sichtbar werden können. Sie stellen Säcke dar, die jederseits unter dem hinteren Rand der Mundspalte nach außen bis zu Kirschgröße aufgebläht werden können, und dienen als Resonatoren, um den Schall der Stimme zu verstärken. Beim Laubfroschmännchen findet sich ein unpaarer Kehlsack, der dem gleichen Zwecke dient.

Auch die Weibchen einiger Arten, die im Durchschnitt etwas größer zu sein pflegen als die Männchen, zeigen in der Brunstzeit ein nur ihnen zukommendes Merkmal; das sind die Brunstwarzen, die auf dem Rücken, besonders in dessen hinterem Abschnitt, sowie lateral unter den Seitenwülsten auftreten und sich über die Ober- und Unterschenkel bis auf die Füße hinziehen.

Öffnen wir endlich noch das Maul eines Frosches, so sehen wir den Rand des Oberkiefers mit einer Menge kleiner Zähnchen besetzt und ebenso auf dem Gaumen zwei getrennte Haufen von spitzen Zähnen. Auf dem Boden des Maules liegt die muskulöse, hinten in zwei Zipfel auslaufende Zunge, welche merkwürdigerweise vorn angeheftet ist, so daß sie aus dem Munde herausgeschlagen werden kann.

Technische Bemerkung. Um ein Totopräparat von einem Frosch anzufertigen, genügt es, das in einem Glase durch ein paar Tropfen Äther oder Chloroform getötete Tier in 80%igen Alkohol oder 3%iges Formol zu bringen. Letzteres erhält die natürlichen Farben des Tieres besser.

1. Die Haut.

Die Einzelheiten, welche wir makroskopisch an der Haut, dem Integument des Frosches, sehen können, sind schon kurz im vorhergehenden Teil zusammengefaßt worden. Es erübrigt noch zu sagen, daß die Haut bei den einzelnen Arten und an den verschiedenen Stellen des Körpers nicht gleich fest und dick ist. Namentlich auf der Oberseite ist sie mit vorspringenden Papillen und den erwähnten Seitenwülsten versehen und hier sowie auf der Innenseite der Finger und Zehen stärker als auf der glatten Bauchseite.

Wir gehen jetzt gleich zur histologischen Struktur des Integuments über. Schon bei schwacher Vergrößerung sehen wir an einem Querschnitt

durch die Haut, daß diese aus mehreren Schichten zusammengesetzt ist, die von außen nach innen aufeinander folgen als Epidermis oder Oberhaut, Corium (Cutis) oder Lederhaut mit den bereits erwähnten Drüsen, und Tela subcutanea oder Unterhautgewebe. Die Oberhaut ist entstanden aus dem Ektoderm, die beiden anderen aus dem Mesoderm, zwei Begriffe, deren Bedeutung wir später bei der Besprechung der Entwicklung des Frosches näher kennen lernen werden.

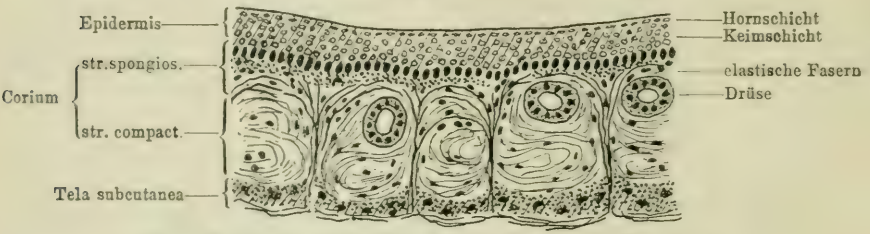
Bei genauerer Betrachtung zeigt sich die Oberhaut nochmals zerlegbar in ein Stratum germinativum = Keimschicht, auch Stratum mucosum = Schleimschicht genannt, und ein dünnes darüberliegendes Stratum corneum = Hornschicht. Die Keimschicht setzt sich zusammen aus mehreren Lagen von Zellen, die in der Aufsicht polyedrisch aneinander abgeplattet erscheinen, und deren unterste zylindrisch geformt sind, während die der höheren Schichten allmählich immer flacher werden. Jene Zylinderzellen tragen an ihrer Basis zahnartige Fortsätze, welche in die darunterliegende Lederhaut eingreifen. Auch die andern Zellen, deren Schichten übrigens nicht regelmäßig voneinander abgeteilt sind, sondern dadurch, daß ihre Elemente hier und da ein ganzes Stück weit vorspringen, etwas undeutlich werden, haben keine glatten Wände, sondern zeigen zahlreiche feine Fortsätze, welche die zwischen den einzelnen Zellen liegenden kleinen Hohlräume überbrücken, so daß sie als „Stachelzellen" erscheinen. Alle Zellen der Keimschicht sind mit einem Kern versehen, und die der untersten Lagen enthalten oft Mitosen (= Kernteilungsfiguren), was auf eine fortwährende Erneuerung des Epithels, so nennt man eine flächenhafte Anordnung gleichartiger Zellen, zu deuten scheint, da sich der Kern in einer Zelle gewöhnlich nur teilt, wenn eine neue Zelle gebildet werden soll. In einzelnen von ihnen befindet sich braunes oder schwarzes Pigment in Gestalt von feinen Körnern. Auch sogenannte Chromatophoren (= Farbstoffträger) kommen in der Epidermis vor, das sind braune Zellen mit rundlichem Plasmaleib und langen verästelten Fortsätzen. Ob sie und jenes Pigment in mancher der andern Zellen aber in der Oberhaut, also im Ektoderm gebildet werden, ist zweifelhaft; sie könnten auch aus der unter der Epidermis liegenden Hautschicht in jene eingewandert sein. Schließlich finden wir in dem Stratum mucosum noch „Sternzellen", so benannt nach ihrer Gestalt, die von einigen Autoren auch als bewegliche „Wanderzellen" angesehen werden, deren Bedeutung aber unklar ist, — und „Flaschenzellen" mit dickem Körper und schmalem Hals, die zwischen den Zellen der obersten Keimhautschicht liegen, doch so, daß sie nicht in das darüberziehende Stratum corneum reichen. Von ihnen ist nicht gewiß, ob sie Drüsen vorstellen, oder ob sie zur festen Verbindung der Hornschicht mit der Schleimschicht dienen.

Die Hornschicht besteht nur aus einer einzigen Lage von flachen, polyedrisch aneinander abgeplatteten Zellen, welche im Gegensatz zu den Stachelzellen der Schleimschicht glatte Ränder aufweisen. Alle besitzen einen Kern, — einzelne von ihnen können auch braune Pigmentkörner ent-

halten, — und sind durch Umwandlung ihres Plasmas in eine feste Substanz von bestimmter chemischer Konstitution verhornt. Über ihre Außenwände verläuft ein feiner ebenfalls erhärteter Saum, die Cuticula, welche somit als äußerste Grenze der Haut in Berührung mit der Außenwelt tritt. Bei den periodischen Häutungen, die wir an unsern Fröschen beobachten können, wird dieses Stratum corneum abgeworfen, und es tritt an seine Stelle die nächstfolgende Schicht, also die oberste Zellage der Keimhaut, die sogenannte „Ersatzschicht", deren Zellen schon vorher mit dem Verhornungsprozeß begonnen haben.

In der Lederhaut unterscheiden wir ebenfalls zwei Schichten, das obere Stratum spongiosum (= schwammig) und darunter das Stratum compactum (= dichtgefügt), ersteres seinem Namen entsprechend aus einem lockeren feinfaserigen Bindegewebe bestehend, letzteres gebildet durch der Hautoberfläche parallele Bindegewebslamellen. Das Stratum spongiosum schließt sich mit seiner obersten Lage, der Grenzlamelle, fest an die basalen Zylinderzellen der Epidermis an, zwischen deren Zähnchen es feine

Fig. 1.



Querschnitt durch die Bauchhaut des Wasserfrosches.
(n. Tonkoff aus Gaupp.)

Fortsätze sendet. Unter der Grenzlamelle liegt eine Schicht von lockerem Bindegewebe, die namentlich von feinen Blutgefäßen durchzogen ist. Sie enthält zahlreiche Pigmentzellen, von denen zwei Arten häufig sind, oberflächlicher gelegene gelbe oder graue Xantholeukophoren (*ξανθός* = gelb, *λευκός* = weiß) und tiefer, nahe bei den Gefäßen gelegene Melanophoren (*μέλας, ανος* = dunkel), die ihren Namen von der Farbe des in ihnen enthaltenen Pigments haben. Von diesen Pigmentzellen wird noch ausführlicher die Rede sein. Endlich folgt eine Schicht des Stratum spongiosum, auch aus lockerem Bindegewebe bestehend, mit stern- und spindelförmigen unbeweglichen und amöboiden (nach der fließenden Bewegungsart der Amöben, einfachster einzelliger Tiere) Zellen neben nicht zu zahlreichen Chromatophoren. Bemerkenswert sind die großen Drüsen, die in dieser Schicht auftreten.

Die Hautdrüsen gehören alle dem gleichen Typus an; es sind einfache alveoläre Gebilde, deren kugelige Körper eben in jenem Teile des Stratum spongiosum liegen, während ihre Ausführungsgänge die Oberhaut

durchsetzen. Sie werden nach Bau, Größe und Funktion in zwei Gruppen geteilt, in kleinere Schleimdrüsen und größere Gift- oder Körnerdrüsen. Der zylindrische Ausführungsgang, der bei den Schleimdrüsen oft noch ein Stück weit in das Corium hineinragt, wird begrenzt von einer doppelten Zellschicht und mündet nach außen durch einen dreistrahligen λförmigen Spalt. Die Wand jedes Drüsenkörpers ist dreischichtig, sie besteht nämlich aus einem Epithel von sezernierenden (= ausscheidenden) Zellen, einer Lage von Muskelzellen und einer Haut von Bindegewebe, dem Faserblatt. Die Schleimdrüsen scheiden, wie ihr Name sagt, einen flüssigen Schleim aus, der wohl dazu dient, die Haut feucht zu erhalten, indem er sie vor Verdunstung schützt; dagegen sondern die Körnerdrüsen eine milchige Flüssigkeit ab, die zahlreiche lichtbrechende Körnchen enthält, und wegen ihrer tödlichen Wirkung auf andere Tiere, wenn sie denselben unter die Haut gespritzt wird, jenen auch den Namen „Giftdrüsen" verschafft hat.

Das Stratum compactum ist von dem Stratum spongiosum scharf getrennt durch seine oberste Schicht, die „Siebschicht", die ihrerseits allmählich in die leicht gewellten parallelen Faserzüge der Hauptmasse des Stratum compactum übergeht. Diese Siebschicht kommt dadurch zustande, daß sogenannte „perforierende Bündel" von Gefäßen, Nerven, glatten Muskelfasern, Bindegewebe und elastischen Fasern, einer besondern Modifikation des Bindegewebes, senkrecht die ganze Hautschicht von dem Unterhautgewebe bis zur Oberhaut durchsetzen und dabei die oberste kernlose Lage des Stratum compactum siebartig durchbrechen.

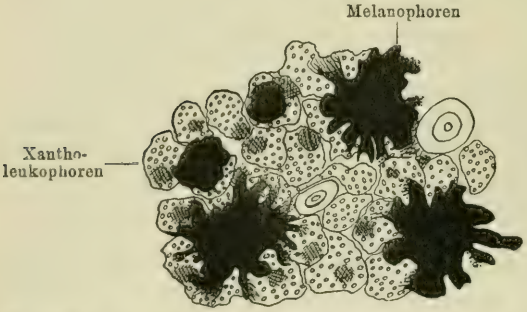
Das Unterhautgewebe verbindet die Lederhaut mit der aus Muskeln und Knochen bestehenden eigentlichen Körperwand. Das ist aber nur an wenigen Hautstellen der Fall; denn da die Haut, wie erwähnt, den Körper nur lose umhüllt und nur an wenigen Stellen, vor allem durch die in gewissen Linien verlaufenden Septa mit ihm verwachsen ist, so ist nur dort und an einzelnen kleinen Bezirken z. B. des Kopfes und der Extremitätenenden das Unterhautgewebe einheitlich. In seinen übrigen, weitaus größten Teilen ist es durch eingelagerte große Räume, die später zu besprechenden „Lymphsäcke" in zwei Schichten gespalten, von denen die äußere unter dem Corium, die innere über den Muskeln und Knochen verstreicht. Erstere besteht nur aus lockerem feinfaserigem Gewebe mit zahlreichen elastischen Fasern, Blutgefäßen und Nervenfasern, zwischen denen die stellenweise sternförmigen Zellen mit grauem körnigem Inhalt eingelagert sind. Letztere ist ähnlich zusammengesetzt und hängt mit den Geweben zusammen, die zwischen den Muskeln des Körpers verlaufen.

Es seien hier noch einige Modifikationen der Haut erwähnt, wie sie an besonderen Gegenden des Körpers vorkommen. Die Gelenkballen der Hände und Füße entstehen durch eine Verdickung des Coriums an den betreffenden Stellen der Finger oder Zehen, deren Epidermis ohnehin schon ziemlich stark ist. In der aus Bindegewebe gebildeten Verdickung finden sich zahlreiche glatte Muskelfasern und elastische Fasern; die Drüsen sind tief gelagert und besitzen infolgedessen lange Ausführungsgänge. Die Epi-

dermis der Daumenschwielen erscheint rauh durch zahlreiche vorspringende kegelförmige Erhebungen, denen Papillen des Coriums entsprechen. Die Lederhaut ist hier besonders dick und enthält sehr zahlreiche große Drüsen, deren Ausführungsgänge zwischen den Epidermiskegeln münden. In den Schwimmhäuten legt sich die Haut der Oberseite des Fußes mit der der Unterseite zu einer einheitlichen Membran zusammen, indem die Unterhautgewebe beider Hautlagen miteinander verwachsen zu einer Schicht, welche also die Mitte der Schwimmhaut ausmacht. Die Drüsen sind hier weniger zahlreich und schwächer ausgebildet.

Es erübrigt noch, die bereits erwähnten Pigmentzellen und im Zusammenhang mit ihnen die Anatomie der Färbung der Haut überhaupt zu besprechen. Gaupp gibt eine treffliche Darstellung davon, der wir hier folgen wollen. Wir haben viererlei farbenbedingende Stoffe zu unterscheiden:

Fig. 2.



Ein Stück der Unterschenkelhaut des Laubfrosches (n. Biedermann aus Gaupp) Die dunkleren Stellen (gekreuzte Liniensysteme) bedeuten das zusammengeballte gelbe Pigment in den Xantholeukophoren.

Fig. 3.

Eine Melanophore mit teilweise pigmentfreien Ausläufern vom Laubfrosch (n. Biedermann aus Gaupp.)

einen braunen oder schwarzen (Melanin), einen goldgelben, zu den Lipochromen ($\lambda\acute{\iota}\pi\alpha$ = fett) oder Fettfarbstoffen gehörig, graue oder weißliche Körner aus Guanin, die „Interferenzkörnchen", welche im auffallenden Lichte durch ihre Struktur weiß, oft auch farbig, namentlich blau glitzern, und einen roten bei braunen Fröschen, wahrscheinlich auch ein Fettfarbstoff. Diese Pigmente kommen getrennt in den Chromatophoren vor, so daß wir danach diese einteilen in Melanophoren, Xanthophoren (bei den braunen Fröschen auch das rote Pigment enthaltend) und Leukophoren oder Interferenzzellen. Häufig aber findet sich der gelbe Farbstoff gleichzeitig mit den Guaninkörnchen in einer Zelle, die dann einem Typus angehört, den man als Xantholeukophoren bezeichnet.

Die Xantholeukophoren haben meist eine rundliche oder polyedrische Gestalt, besitzen einen Kern und bilden unter der Grenzlamelle des Coriums

eine zusammenhängende Epithellage, die nur von den Ausführungsgängen der Hautdrüsen durchsetzt wird. Sie sind vollgefüllt mit Guaninkörnchen und Tröpfchen des goldgelben Farbstoffes, dessen Menge von dem Ernährungszustand des Tieres abhängt.

Die Melanophoren sind sternförmig verästelt und enthalten einen Kern sowie das körnige Melanin. Sie liegen hauptsächlich dicht unterhalb der Schicht der Xantholeukophoren, jedoch über den Drüsenkörpern, kommen aber auch in den tieferen Schichten, in den perforierenden Bündeln vor, stets in der Nähe der dort verstreichenden Blutgefäße. Ihre Verzweigungen ziehen sich bis in die Oberhaut hinein und umspinnen die Xantholeukophoren, was besonders bemerkenswert ist. Wichtig ist auch, daß die Melanophoren mit dem Nervensystem in Verbindung stehen. Dies führt uns dazu, der Tatsache zu gedenken, daß unsere Frösche, namentlich der Laubfrosch, die Fähigkeit besitzen, ihre Hautfärbung zu verändern und mehr oder weniger der Farbe ihrer Umgebung anzupassen.

Dieses Vermögen des Farbenwechsels hat seinen hauptsächlichsten Grund in dem Verhalten des Pigments in den Melanophoren. Während nämlich diese und ihre Ausläufer starr sind, ist die braune Körnermasse in den Zellen beweglich und zieht sich bald in den kompakten Zelleib zurück (Pigmentballung), bald wandert sie mehr oder weniger weit und dicht in die Ausläufer (Pigmentexpansion). Dies bedingt aber, daß die Haut in der Aufsicht bald heller, bald dunkler erscheint, je nachdem die Xantholeukophoren mit ihren helleren Farbstoffen sichtbar oder von den pigmenterfüllten Ausläufern der Melanophoren verdunkelt oder verdeckt sind. Die Wanderung des Pigments wird durch das Nervensystem reguliert, hängt aber auch von anderen Faktoren ab, indem sie z. B. durch einen die Zelle selbst treffenden Reiz hervorgerufen werden kann. Aber auch die Xantholeukophoren erscheinen nicht immer gleichartig, vielmehr ist der gelbe Farbstoff in ihnen ebenfalls durch Vermittelung der Nerven bald ausgebreitet, bald zusammengeballt, so daß er die Guaninkörnchen, die im ersteren Falle alle unter ihn in eine tiefere Schicht zu liegen kommen, entweder verdeckt oder sichtbar werden läßt.

Zu den besprochenen Pigmentzellen kommen noch sternförmige Interferenzzellen, die besonders zahlreich in dem Unterhautgewebe auftreten, wo sie blaugrau, gelbrot oder silbrig glänzen.

Das Zusammenspielen aller dieser farbenbedingenden Elemente bringt nun erst die tatsächlich sichtbare Hautfarbe des Frosches zustande, und es scheint interessant, noch etwas näher auf die dabei zur Wirkung kommenden Faktoren einzugehen. Am genauesten wurden diese Verhältnisse am Laubfrosch und am Wasserfrosch studiert. — Die Epidermis ist durchscheinend hell; ihr geringes Pigment kommt nur bei der Erzeugung dunkler, unveränderlicher Flecken und Binden zur Geltung. Die eigentliche Grundfarbe wird durch die Pigmentzellen des Coriums und die Interferenzzellen des Unterhautgewebes hervorgebracht, wie einzelne von jenen auch den

Farbenwechsel verursachen. Gaupp erklärt die Entstehung der einzelnen Farben kurz folgendermaßen:

Schwarze Flecken und Binden sind, wie oben gesagt, durch das Pigment der Epidermis bedingt, das durch starke Anhäufung von Melanophoren in den darunterliegenden Partien des Coriums verstärkt wird.

Weiße Hautstellen haben ihre Ursache in der Interferenz des Lichtes in den dort zahlreich vorhandenen Leukophoren des Coriums und des Unterhautgewebes, während gleichzeitig Melanophoren fehlen.

Gelbe, graue und grüne Farbtöne entstehen durch das vorher geschilderte Zusammenspiel der Xantholeukophoren und Melanophoren, durch die möglichen Kombinationen von deren Pigment. Befinden sich nämlich die Melanophoren im Zustand der Pigmentballung, so entsteht gelb, wenn das Lipochrom ausgebreitet ist. Hat sich dagegen letzteres zusammengezogen, so daß die Guaninkörnchen, welche in denselben Xantholeukophoren liegen, frei werden, so erscheint durch deren Interferenz Grau, indem beide Male der zusammengeballte schwarze Pigmentstoff nicht zur Wirkung kommt, da er nun nur in geringen Portionen auftritt, die im Verhältnis zu ihrer Ausdehnung in sehr großen Abständen voneinander liegen. (Fig. 2.)

Am schwierigsten ist das Grün zu erklären. Da man aber das Verhalten der Pigmentzellen hierbei genau kennt, so handelt es sich nur um die Deutung der optischen Vorgänge. Der gelbe Farbstoff in den Xantholeukophoren ist wie im Falle des Gelb-Erscheinens der Haut über den Guaninkörnern ausgebreitet; das Pigment der Melanophoren aber ist zum Teil in die Ausläufer der Zellen gewandert. Da diese Fortsätze der Melanophoren die Xantholeukophoren umgeben, so scheinen sie im auffallenden Lichte blau glitzernd, wahrscheinlich durch Interferenz des Lichtes an den bestimmt gelagerten Guaninkörnchen, oder nach einer andern Auffassung dadurch, daß diese die roten Strahlen absorbieren und nur die blauen reflektieren. Zusammen mit dem gelben Lipochrom erscheint dieses Blau dann auf dem dunklen Hintergrund als Grün, dessen Helligkeit durch die Menge und Dichte des in die Ausläufer der Melanophoren gewanderten Pigments derselben bestimmt wird. Auf jeden Fall ist also sicher, daß das Grün durch Mischung von Gelb und Blau hervorgerufen wird, wobei das Gelb seinen Ursprung einem Pigment verdankt, das Blau jedoch als sogenannte Strukturfarbe auftritt.

Schwärzlich und Schwarz entstehen einfach dadurch, daß das Pigment der Melanophoren mehr oder weniger über die Xantholeukophoren wandert und diese schließlich ganz verdeckt, so daß die normalerweise unter diesen liegende dunkle Schicht jetzt über ihnen liegt.

Bei brünstigen Männchen des Moorfrosches ist oft eine bläuliche Färbung, der „blaue Reif" zu bemerken, dessen Blau wohl auf ähnliche Weise erzeugt wird, wie bei dem vorher erörterten Grün, nur daß hier der gelbe Farbstoff in den Xantholeukophoren zusammengeballt sein muß.

Technische Bemerkung. Ohne Anwendung einer komplizierten mikroskopischen Technik lassen sich die geschilderten histologischen Feinheiten der

Froschhaut nicht zur Anschauung bringen. Wohl aber kann man schon bei mittlerer Vergrößerung einige der die Haut zusammensetzenden Elemente erkennen, so vor allem die Chromatophoren, deren Spiel sich in den dünnen durchsichtigen Schwimmhäuten sogar am lebenden Frosch beobachten läßt, wenn man ihn in geeigneter Weise festlegt. Für das genauere Studium der Haut muß dieselbe entsprechend konserviert, mit dem Mikrotom in feinste Schnitte zerlegt und nach verschiedenen Methoden gefärbt werden, wie es allgemein bei Lee und Mayer, speziell in einzelnen der bei Gaupp angeführten Arbeiten über die Haut angegeben ist.

2. Das Skelett.

An dem im Innern des Frosches gelegenen Skelett, welches dem Rumpf und den Gliedmaßen festen Halt gibt und besonders wichtige Teile, wie das Zentralnervensystem und die Hauptsinnesorgane schützt, unterscheiden wir: die Wirbelsäule, den Schultergürtel mit den Brustbeinbildungen, den Beckengürtel, das Extremitätenskelett und den Schädel. Das Material, welches das Skelett aufbaut, ist echter Knochen, hyaliner Knorpel und Kalkknorpel (Knorpelknochen), deren Unterschiede wir bei der histologischen Besprechung noch näher kennen lernen werden.

a) Die Wirbelsäule. (Fig. 4 u. 7.)

Die Wirbelsäule setzt sich zusammen aus neun Wirbeln und einem längeren stabförmigen Stück, dem Steißbein (Os coccygis). Der vorderste, der erste Wirbel trägt den Kopf und wird deshalb auch „Atlas“ genannt; der letzte, neunte steht mit dem Beckengürtel in Zusammenhang und wird als „Sakralwirbel“ bezeichnet.

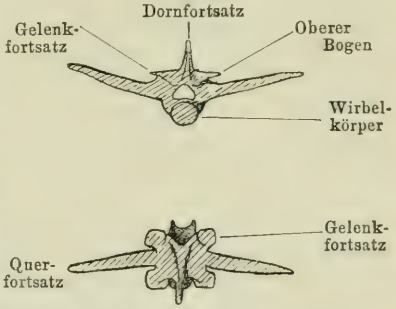


Fig. 4.
Wirbel des Frosches, oben von hinten, unten von der Dorsalseite gesehen.

Sehen wir uns nun die Wirbel im einzelnen an, so finden wir, daß man an jedem von ihnen ein massives ventrales Stück, den „Wirbelkörper“ erkennen kann. Ein solcher Wirbelkörper besteht in der Hauptsache aus echtem Knochen und ist auf seiner rostral (= kopfwärts) gelegenen Fläche muldenförmig ausgehöhlt, so daß dort eine mit hyalinem Knorpel überzogene Gelenkpfanne entsteht, in welche ein entsprechender Gelenkkopf des vorhergehenden Wirbels paßt, der durch dessen vorspringende und ebenfalls überknorpelte kaudale (= nach dem Hinterende des Rumpfes gelegene) Fläche gebildet wird. Man nennt solche Wirbel, deren Körper vorn eine Pfanne, hinten einen Gelenkkopf trägt, procoel (= vorn ausgehöhlt). Eine Ausnahme machen der achte und der neunte Wirbel, indem der achte auch hinten eine Gelenkpfanne besitzt, in welcher ein entsprechender vorderer Gelenkkopf des neunten artikuliert. Die hintere Seite des neunten hat außerdem zwei vorspringende Gelenkflächen, an welche das

Steißbein stößt. Auch die vordere Fläche des Atlas ist nicht mit einer einheitlichen Gelenkpfanne versehen, sondern hat rechts und links eine Höhlung, in welche zwei entsprechende Gelenkköpfe des Schädels passen.

Jeder Wirbelkörper entsendet oben rechts und links je eine Knochenspange in der Weise, daß sie dorsal von ihm in der Mitte zusammenstoßen, und zwischen ihnen ein Loch, das Foramen vertebrale entsteht. Diese dorsalen Fortsätze des Wirbelkörpers nennt man obere Bögen („obere" im Gegensatz zu den zwar nicht beim Frosch, wohl aber bei manchen andern Wirbeltieren vorhandenen „unteren") oder Neurapophysen (*νεῦρον* = Nerv, eigentlich Sehne), und den Kanal, der durch die Bögen der einzelnen hintereinander liegenden Wirbel erzeugt wird, Canalis vertebralis oder spinalis (= Wirbelkanal). In dem letzteren verläuft, wie wir sehen werden, das Rückenmark und die Anfangsteile der von ihm abgehenden Nerven.

Da, wo die Spangen der oberen Bögen von rechts und links zusammenstoßen, erhebt sich ein Knochenfortsatz, Processus spinosus = Dornfortsatz, der etwas schräg nach hinten geneigt zu sein pflegt. Am ersten und neunten Wirbel fehlt ein solcher, beim zweiten ist er sehr klein; die Dornfortsätze des dritten, vierten und fünften Wirbels sind am stärksten ausgebildet.

Die Wirbel gelenken aneinander außer in der beschriebenen Weise noch durch Fortsätze ihrer Körper, die von deren Oberseite in je einem vorderen und einem hinteren Paar entspringen. Dabei ist die Anordnung dieser Processus obliqui (= schräg) oder Gelenkfortsätze eine derartige, daß die hinteren des voraufgehenden Wirbels die vorderen des folgenden überdecken. Beim ersten Wirbel fehlen die vorderen: beim neunten die hinteren.

Die längsten Fortsätze, die wir an den Wirbeln sehen, sind die seitlichen Processus transversi = Querfortsätze, welche etwa an der Basis der Bögen von den Wirbelkörpern abgehen, so daß jeder Wirbel mit Ausnahme des ersten, dem sie fehlen, deren ein Paar besitzt. Die Querfortsätze der einzelnen Wirbel sind ungleich lang und stark, und verschieden gerichtet; am größten sind die des dritten, vierten und neunten Wirbels, bei welch letzterem sie nach aufwärts und rückwärts gewendet sind und mit ihren Enden in gelenkiger Verbindung mit dem Beckengürtel stehen.

Das Steißbein ist in seinem vorderen Teil durch die Verschmelzung mehrerer Wirbel entstanden und hat eine dementsprechende Form, indem wir vorn noch einen Körper- und einen Bogenabschnitt erkennen können. Die rostrale Fläche des Knochens trägt zwei Gelenkpfannen, in welche die erwähnten zwei Gelenkköpfe des neunten Wirbels passen. Der Canalis vertebralis reicht bis an den Anfangsteil des Steißbeins; bald aber verschmälert sich der dorsale Teil desselben zu einem dünnen Kamm, der kein Lumen mehr enthält. Hinten läuft das Steißbein in einen hohlen, knöchernen Stab aus, in welchem ein auch noch über dessen hinteres Ende hervorragender Knorpel sitzt.

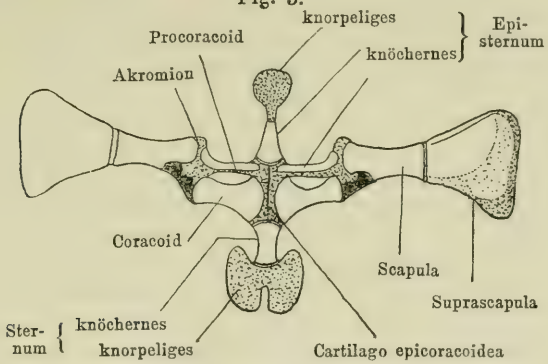
Die einzelnen Teile der Wirbelsäule sind durch sehnige Bänder miteinander verbunden, doch so, daß noch eine gewisse Beweglichkeit möglich

ist. Durch die Form und Anordnung der Wirbel ist bedingt, daß der Frosch zwar den Wirbelteil seines Rückgrates nach rechts und links und nach oben und unten in sich ein wenig biegen kann; eine Rotation der Wirbel um die Achse ist aber ausgeschlossen durch die Gelenkfortsätze. Dagegen kann der ganze Beckengürtel, und mit ihm das Steißbein, gegen den Wirbelkanal abgeknickt werden, so daß beide miteinander einen nach unten offenen Winkel von etwa 120^0 bilden. Diese bei unsern Fröschen häufig zu beobachtende Stellung der Wirbelsäule und des Beckens ist es, welche die eingangs beschriebene äußerlich sichtbare Knickung des Rückens bedingt.

b) Der Schultergürtel und die Brustbeinbildungen. (Fig. 5 u. 7.)

Unter Schultergürtel versteht man eine Anzahl von Skeletteilen, welche rechts und links symmetrisch in der Schultergegend von dem Rücken nach der Brust verstreichen, wo sie zusammenstoßen und mit einigen anderen

Fig. 5.



Schultergürtel und Brustbeinbildungen vom Wasserfrosch, in der Fläche ausgebreitet. (n. Gaupp.)

Knochen- und Knorpelstücken, den Brustbeinbildungen, in enge Verbindung treten. Es entsteht so ein Gürtel von festen Elementen, der einerseits die in jener Region gelegenen inneren Organe, wie Herz und Lunge schützt, andererseits dadurch, daß an ihm auf jeder Seite eine der vorderen Extremitäten artikuliert, einen großen Teil des Rumpfes tragen hilft. Dabei besteht zwischen diesem Schultergürtel und der Wirbelsäule kein Zusammenhang, vielmehr umgreifen dessen äußere Enden die letztere. Jede der beiden symmetrischen Hälften des Schultergürtels setzt sich zusammen aus drei Abschnitten, die so gegeneinander geneigt sind, daß der erste und dritte mit dem mittleren je einen nach dem Körperinnern offenen stumpfen Winkel bilden.

Der erste Abschnitt ist die Suprascapula = oberes Schulterblatt, eine flache Platte, welche an ihrem basalen schmäleren Ende aus echtem

Knochen besteht, während ihr äußerer Rand von Knorpel gebildet wird; zwischen beiden liegt eine Zone von Kalkknorpel, der sich auf der Unterseite des knöchernen Teiles fortsetzt.

Der zweite Abschnitt wird Scapula oder eigentliches Schulterblatt genannt, und erscheint als eine längliche knöcherne Platte, die viel schmäler ist als die Suprascapula. Mit letzterer ist sie durch einen Knorpelstreifen verbunden; ebenso schiebt sich zwischen sie und den folgenden dritten Abschnitt des Gürtels eine Knorpelmasse, in welcher der größte Teil der Gelenkpfanne des Schultergelenks liegt, an deren Bildung aber auch das untere Ende der Scapula selbst teilnimmt.

An dem dritten Abschnitt kann man äußerlich eine vordere und eine hintere Partie unterscheiden, die durch eine längliche Öffnung getrennt sind, und von denen die vordere wieder zweiteilig ist. Die hintere, stärkere, ist das Os coracoideum (corax = der Rabe), das Rabenschnabelbein, welches einem Teil des menschlichen Skelettes entspricht, der diesen Namen nach seiner Form erhalten hat. Das aus echtem Knochen bestehende Os coracoideum ist in der Mitte eingeschnürt und an seinem der Körpermitte zugewandten Ende flach abgeplattet. — Die vordere schwächere Partie des dritten Schultergürtelabschnittes hat als Grundlage eine bei dem ausgewachsenen Frosch verkalkte Knorpelspange, die Cartilago procoracoidea, die sich nach außen in die diesen Abschnitt des Schultergürtels mit der Scapula verbindende Knorpelmasse, nach innen in eine ebensolche, die Cartilago epicoracoidea, fortsetzt, welch letztere auch das innere Ende des Coracoids überzieht und die Grenze der Schultergürtelhälfte bildet. Da, wo jene Cartilago procoracoidea an die Scapula stößt, ist sie nach vorn zu in eine Spitze, ein Akromion ausgezogen. Auf der Dorsalseite des Procoracoids liegt nun noch ein dasselbe halb umschließendes dünnes Knochenstück, die Clavicula = Schlüsselbein. Früher hatte man angenommen, der ganze vordere Teil des dritten Schultergürtelabschnittes, also Clavicula und die darunterliegende Knorpelspange, entspräche dem Schlüsselbein der höheren Wirbeltiere, indem man meinte, der jetzt als Clavicula bezeichnete Knochen sei einfach ein verknöcherter Teil jener Spange. Genauere Untersuchungen haben aber ergeben, daß nur jener Knochen unserer Clavicula homolog ist. Homolog nennt man die Teile zweier Tiere, wenn sie morphologisch gleichwertig sind, das heißt, wenn sie bei der Ontogenese aus gleichen Anlagen hervorgehen. So sind z. B. die Lungen der Säuger homolog den Schwimmblasen der Fische, weil sie beide als Ausstülpungen des Darms angelegt werden. Es sei hier gleich auf einen anderen Ausdruck hingewiesen, der in der Anatomie oft im Gegensatz zu homolog gebraucht wird, das ist analog. Analog sind zwei tierische Gebilde, wenn sie physiologisch gleichwertig sind, also gleiche Funktion haben, ohne ontogenetisch aus der gleichen Anlage zu entstehen. Die Kiemen der Fische und die Lungen der Säuger sind analog, indem beide der Atmung dienen, aber verschiedenen Anlagen entstammen. In betreff der Clavicula des Frosches und der Amphibien überhaupt hat sich nun ergeben, daß sie aus besonderer

Anlage entsteht, und zwar ist sie ursprünglich bei den ausgestorbenen uralten Vorfahren der Amphibien ein Hautknochen gewesen, der sich erst sekundär in die Tiefe zurückgezogen und auf das Procoracoid aufgelagert hat. Wenn man heutigen Tages die Anatomie eines Tieres studiert, so genügt es nicht, die einzelnen Teile und Organe zu beschreiben und zu benennen, sondern da die anatomische Wissenschaft eine vergleichende ist („vergleichende Anatomie"), fordert sie zugleich, daß nur homologe Teile gleich benannt werden. Aus diesem Grunde müssen wir die knöcherne Clavicula des Frosches, jenen uralten Hautknochen, scharf auseinanderhalten von dem mit dem Coracoid einheitlich knorpelig angelegten Procoracoid.

Die knorpeligen Verbindungsstücke der einzelnen Abschnitte des Schultergürtels gestatten diesem wegen ihrer Elastizität eine gewisse Beweglichkeit. Die beiden Hälften des Schultergürtels stoßen bei unseren echten Fröschen median zusammen, also mit ihrer dort liegenden Cartilago epicoracoidea, die ventral durch einen verkalkten schmalen Knorpelstreif, dorsal durch eine sehnige Bandmasse verbunden sind. Etwas anders sind die Verhältnisse beim Laubfrosch, doch folgt die Beschreibung derselben erst im systematischen Teil, weil sie als wichtiges Unterscheidungsmerkmal von den echten Fröschen dienen. Hier sei nur darauf aufmerksam gemacht, daß die beiden Schultergürtelhälften beim Laubfrosch nicht median aufeinander stoßen, sondern daß sie übereinander greifen und nicht starr verbunden sind.

Vor und hinter der Mitte des Schultergürtels sitzen nun noch Knochen und Knorpel, die nicht zu jenem gehören, sondern selbständig entstehen. Sie helfen dem Schultergürtel die von ihm umfangenen Eingeweide tragen und werden als Brustbeinbildungen bezeichnet. Hinter der Cartilago epicoracoidea, genau an sie anschließend, liegt ein in der Mitte etwas eingeschnürter Knochen, an den eine rundliche Scheibe aus Kalkknorpel stößt, die hinten einen tiefen Einschnitt aufweist. Beide zusammen bilden das Sternum, das eigentliche Brustbein (früher auch Xiphisternum oder Hyposternum genannt). Vorn schließt sich an die Cartilago epicoracoidea ein ähnlicher Knochen wie hinten, dem eine Platte aus Kalkknorpel, die hier etwas kleiner ist als beim Sternum, vorgelagert ist. Diese vorderen Teile werden als Episternum oder Omosternum (ὦμος = die Schulter) bezeichnet.

c) Der Beckengürtel. (Fig. 7.)

Wesentlich einfacher liegen die Verhältnisse beim Beckengürtel. Zwei Ossa ilei = Darmbeine, deren lange vordere Enden, die sogenannten „Flügel", mit den Processus transversi des neunten Wirbels gelenkig verbunden sind, wie schon erwähnt wurde, konvergieren nach hinten, bis sie zusammenstoßen. Dort legen sich ihre stark verbreiterten „Körper" dicht zusammen und bilden mit den beiden andern Bestandteilen des Beckengürtels, dem Os ischii = Sitzbein und der Pars pubica = Schambeinteil eine runde Scheibe, Pelvis = Becken, die in der vertikalen Mittelebene des Tieres liegt. Die säbelförmigen Flügel der Darmbeine kehren den

der Schneide entsprechenden scharfen Rand nach oben und tragen, kurz ehe sie in den Darmbeinkörper übergehen, einen dorsalen Fortsatz, Processus superior. Die Körper sind durch Bandmasse miteinander verbunden.

Das Sitzbein ist ein unpaarer Knochen, der etwa das hintere Drittel der annähernd kreisförmigen Pelvis einnimmt. Es legt sich zwar an dieser Stelle rechts und links von der Körpermitte je ein Knorpelstück an, aber bei der folgenden Verknöcherung wird alles ein einheitlicher Knochen.

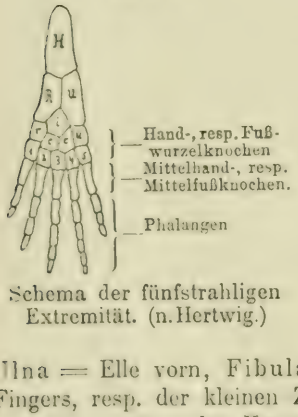
Der noch übrigbleibende ventral liegende Sektor der Pelvis wird eingenommen von der paarigen, aus Kalkknorpel bestehenden Pars pubica, die dem Schambein der höheren Wirbeltiere entspricht, welches bei den Amphibien stets fehlt.

Im Zentrum jeder Fläche der durch die Pelvis dargestellten Scheibe befindet sich eine Gelenkpfanne für den Oberschenkel, das Acetabulum (= Becher), das sich als hohle Halbkugel erweist, und an dessen Bildung alle drei dort zusammenstoßenden Teile des Beckens mitwirken. Den Hohlraum, der zwischen den Vförmig angeordneten Darmbeinen liegt, nennt man „Beckenhöhle".

d) Das Extremitätenskelett. (Fig. 6 u. 7.)

Die Vorder- und die Hintergliedmaßen sind nach dem gleichen Typus gebaut, nämlich nach dem Typus der pentadaktylen Extremität (*πέντε* = fünf, *ὁ δάκτυλος* = der Finger, die Zehe), auf welche sich die Gliedmaßen der Amphibien und aller höheren Wirbeltiere überhaupt zurückführen lassen. Es möchte sich daher empfehlen, erst einmal ein Schema der Idealform dieses Typus zu entwerfen, ehe wir uns die stark modifizierten Verhältnisse beim Frosch ansehen. Die fünfstrahlige Extremität ist hervorgegangen aus der vielstrahligen Flosse der Fische. Sie besteht stets aus einem einzigen basalen Stück, dem Humerus = Oberarm vorn, Femur = Oberschenkel hinten. Darauf folgen zwei Knochen, Radius = Speiche vorn, Tibia = Schienbein hinten, auf der Daumen- resp. Großenzeheseite und Ulna = Elle vorn, Fibula, Wadenbein hinten, auf der Seite des kleinen Fingers, resp. der kleinen Zehe. An diese beiden setzen sich zwei Reihen von insgesamt zehn Knochen, die Hand- resp. Fußwurzelknochen, deren Bezeichnung leicht zu merken ist. Die beiden der ersten Reihe, welche an Radius und Ulna stoßen, heißen Radiale resp. Ulnare, an der Hinterextremität entsprechend Tibiale und Fibulare. Zwischen ihnen liegt das Intermedium (Zwischenstück). Die Knochen der zweiten Reihe heißen Carpalia resp. Tarsalia und werden von der Seite des Daumens, resp.

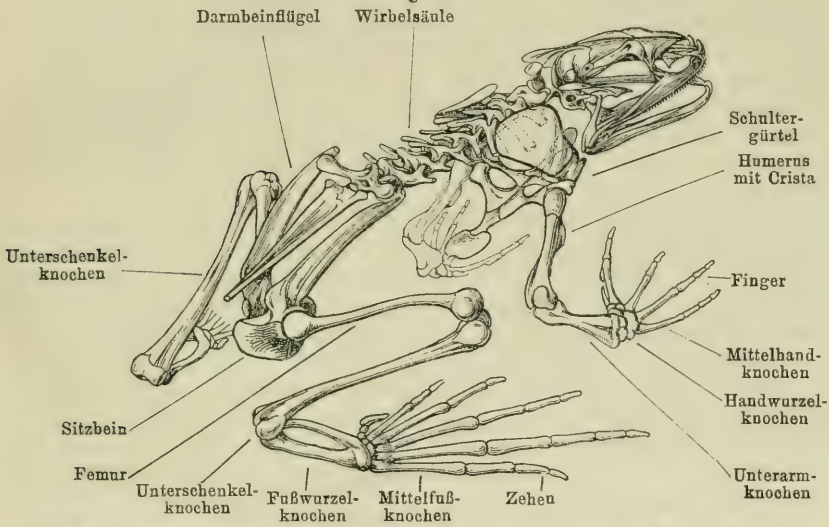
Fig. 6.



Schema der fünfstrahligen Extremität. (n. Hertwig.)

der großen Zehe anfangend von 1—5 numeriert. Im Zentrum der genannten Glieder beider Reihen liegen zwei Centralia. Jedes Karpale oder Tarsale trägt einen längeren Knochen, das Metacarpale, resp. Metatarsale 1—5, die Mittelhand-, resp. Mittelfußknochen. Endlich schließt sich an jedes dieser letzteren eine Folge von mehreren Knochen, die Phalangen oder Finger, resp. Zehen. — Ein Tier, dessen Extremitäten genau nach diesem Schema gebaut wären, kommt kaum vor. Immer ist dadurch, daß diese oder jene der genannten Knochen miteinander verschmelzen, eine Modifikation eingetreten. So verhält es sich auch beim Frosch. Die verschiedene Funktion der Vorder- und Hinterextremitäten, von denen die eine mehr zum Kriechen, die andere mehr zum Springen und Schwimmen dient, bedingt es, daß diese nun auch unter sich ungleich sind.

Fig. 7.



Skelett des männlichen Frosches. (n. Chun-Leuckarts-Wandtafeln.)

Betrachten wir zuerst die vordere Extremität. Während ein Humerus in typischer Weise vorhanden ist, finden wir schon in dem nächsten Abschnitt eine Vereinfachung in der Weise, daß Radius und Ulna miteinander zu einem einheitlichen Os antibrachii = Unterarmknochen verschmolzen sind. Der Oberarm gelenkt mit einem Kugelgelenk in der erwähnten Pfanne an der Basis der Scapula und trägt auch an seinem distalen (= von der Körpermitte abgewandten) Ende einen kugeligen Kopf, dem eine Pfanne am Unterarmknochen entspricht. — Bei manchen Wirbeltieren, z. B. beim Menschen, deren Radius und Ulna getrennt vorhanden sind, ist eine Drehung der Hand um die Längsachse dadurch möglich, daß sich der Radius quer über die Ulna legen kann. Man nennt die Stellung, in welcher der Hand-

rücken nach oben zu liegen kommt, Pronationsstellung (pronus = vorwärts geneigt wie beim Laufen) im Gegensatz zur Supinationsstellung (supinus = rückwärts gebogen wie beim antiken Gebet), bei welcher der Handrücken nach unten gekehrt ist und Elle und Speiche parallel laufen. Beim Frosch ist der Radius in halber Pronationsstellung mit der Ulna verwachsen, so daß sein distales Ende vorn, dasjenige der Ulna hinten liegt.

Die stärkste Abweichung von unserem Schema treffen wir bei den Knochen der Hand an, indem dort von den zehn Handwurzelknochen durch teilweise Verschmelzung nur sechs vorhanden sind, an die sich fünf Mittelhandknochen schließen, deren erster aber ganz rudimentär ist, so daß nur Metacarpale 2 – 4 je einen Finger tragen. Wir finden ein Ulnare und ein Radiale, ein Centrale ganz hinausgeschoben aus der Mitte, so daß es auf der Außenseite des Radiale liegt. In der zweiten Reihe stößt auf das Centrale das Carpale 1 und 2, und ein Knochenstück, das so breit ist, daß es auch noch die distalen Flächen des Radiale und Ulnare berührt, ja noch ein wenig über das letztere hinausragt. Dieser Knochen ist durch Verschmelzung der Carpalia 3—5 entstanden. An das Carpale 1 schließt sich als Rudiment des ehemaligen Daumens ein im Leben nicht sichtbares Metacarpale 1 an. Die übrigen Metacarpalia sind wohl entwickelt und tragen die Phalangenglieder, und zwar das zweite und dritte je zwei, das vierte und fünfte je drei.

Beim männlichen Frosch treten noch einige Besonderheiten an dem Skelett der vorderen Extremität auf. Der Humerus trägt da nämlich eine Crista = Knochenleiste, die den dort inserierenden Muskeln, welche beim Männchen stärker sind als beim Weibchen, einen festen Ansatz gewährt. Ebenso ist das Metacarpale 2 auf seiner äußeren Seite bedeutend verstärkt und in eine scharfe Leiste ausgezogen.

Schließlich sei hier noch ein nicht zum eigentlichen Extremitätenskelett gehöriger Knorpel erwähnt, der etwa zwischen dem distalen Ende des Unterarmknochens und dem Radiale, aber innerhalb einer dort verstreichenden Sehne auftritt. Man nennt solche Verknorpelungen oder Verknöcherungen von Sehnen Sesambeine.

An der hinteren Extremität zeichnet sich das Femur, welches in dem Acetabulum des Beckens mit einem kugeligen Kopf artikuliert, durch seine Länge aus. Auch hier sind die beiden Knochen des nächsten Abschnitts verschmolzen zu dem Os cruris = Unterschenkelknochen, der gegen das Femur durch ein Rollengelenk bewegt werden kann. Von den Fußwurzelknochen sind Tibiale und Fibulare stark verlängert und an ihrem proximalen (der Körpermitte zugewandten), sowie an ihrem distalen Ende miteinander verschmolzen, so daß sie, da ihre mittleren Partien auseinander weichen, einen länglichen Knochenrahmen bilden. An das Tibiale schließt sich außen ein kleines Centrale und innen ein Tarsale 1 an, neben welchem, auch das Fibulare berührend, ein aus der Verschmelzung der Tarsalia 2 und 3 entstandener Knochen liegt. Beim Moorfrosch fehlt meist das Tarsale 1 (Gaupp). Es sind also, wenn man Tibiale und Fibulare, deren Enden

jedoch verschmolzen sind, als zwei Teile rechnet, in der Fußwurzel des Frosches nur fünf Knochen vorhanden, beim Moorfrosch meist nur vier. Es folgen fünf wohlausgebildete Metatarsalia, jedes mit mehreren Zehengliedern, und zwar Zehe 1 und 2 mit je zwei, Zehe 3 und 5 mit je drei, Zehe 4 mit vier Gliedern.

Auch der Fersenhöcker hat eine Grundlage im Skelett, indem auf der Seite der großen Zehe von dem Centrale je nach der Froschart 1—3 durch Gelenke verbundene Knorpel ausgehen. Man hat diese Knorpel, den Prähallux, als Rudiment einer 6. Zehe aufgefaßt.

In der Nähe des Tarsus treten zwei kleine Sesambeine auf, eines am proximalen Ende des Tibiale, das andere als Fußsohlenknorpel auf der Unterseite des Fußes zwischen Fibulare und Metatarsale 4.

Alle Teile der Extremitäten sind durch Bänder und Sehnen miteinander verbunden. Mit Ausnahme der kompakten Fußwurzelknochen haben wir es mit sogenannten Röhrenknochen zu tun, das heißt annähernd zylindrischen, im Innern hohlen Knochen. Die Enden der Röhrenknochen, die Epiphysen, sind gegen die Mitte, die Diaphyse, mehr oder weniger verdickt, indem dort ein aus Kalkknorpel bestehender und mit einem hyalinen Knorpelüberzug versehener Knopf der Röhre aufsitzt.

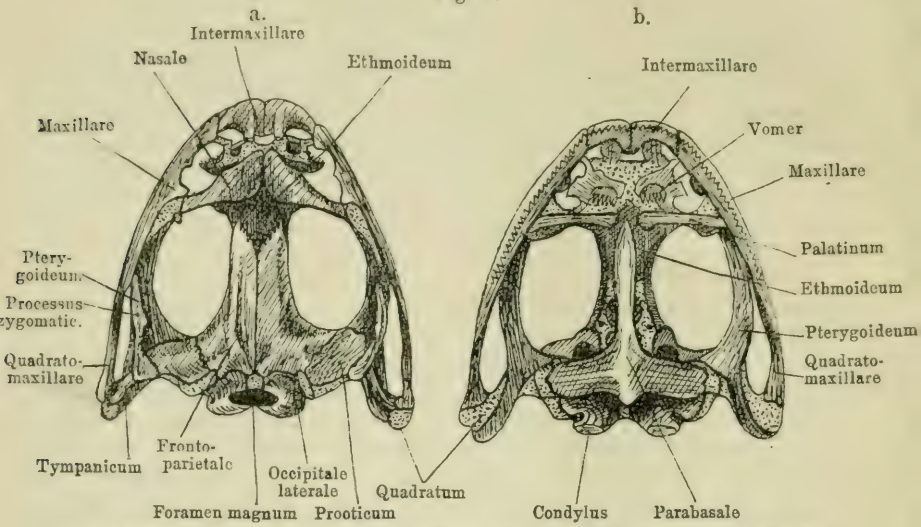
e) Der Schädel. (Fig. 8.)

Der Schädel erfüllt zwei Funktionen. Einmal schützt er das in ihm untergebrachte Gehirn und die höheren Sinnesorgane, andererseits verleiht er dem Anfangsdarm und dessen hier vorhandenen Bildungen einen festen Halt. Demnach lassen sich auch zwei Abschnitte an ihm unterscheiden, das Cerebralcranium (cerebrum = das Gehirn) und das Visceralcranium (viscera = die Eingeweide), die an mehreren Stellen miteinander verbunden sind. Die Elemente, welche den Schädel zusammensetzen, teilt man nach ihrer histologischen Natur und ihrem Herkommen ein in das Primordialcranium und die diesem aufgelagerten sekundären Skeletteile, die Beleg- oder Deckknochen.

Das Primordialcranium bildet die Grundlage des ganzen Schädels und wird zuerst aus Knorpel angelegt, später aber verknöchern einzelne Partien an ihm. Wir finden eine das Gehirn teilweise umschließende Knorpelkapsel, deren Decke 3 große Öffnungen aufweist. Die Hinterwand ist verkalkt und wird in der Hauptsache von den beiden Ossa occipitalia lateralia, den (seitlichen) Hinterhauptsbeinen gebildet, die zwischen sich eine große Öffnung, das Foramen magnum, freilassen. Das Rückenmark kommuniziert durch dieses Foramen mit dem Gehirn. Jeder der beiden Knochen trägt einen Gelenkkopf, Condylus, der in die erwähnte Vertiefung der Vorderfläche des Atlaswirbels paßt. Der knorpelige Teil über dem Foramen ist das Tectum synoticum. Die rechte und linke Seitenwand der Schädelkapsel geht in die Labyrinthregion des Primordialcraniums über, welche im Innern das Gehörorgan birgt. Verknöcherte Teile dieser Region sind die Ossa prootica. Die äußere Öffnung der Ohrhöhle wird umgrenzt von den

ringförmig angeordneten Knorpeln des Annulus tympanicus. Ungefähr in der Achse dieses kegelförmigen Ringes verläuft ein feines Knorpelgebilde, das nur in der Mitte verknöchert ist, die Columella auris, ein Hörknöchelchen, das nicht völlig den aus Teilen des Visceralskelettes entstandenen analogen Gebilden der höheren Wirbeltiere entspricht. Außen und schräg nach hinten gerichtet schließt sich an die Labyrinthregion jeder Seite je eine Knorpelmasse, das Quadratum an, von dem eine Spange, der Processus pterygoideus nach vorn verläuft. Der Boden der Gehirnkapsel setzt sich rostral fort, durchläuft zunächst die Orbitalregion des Schädels (Orbita

Fig. 8.



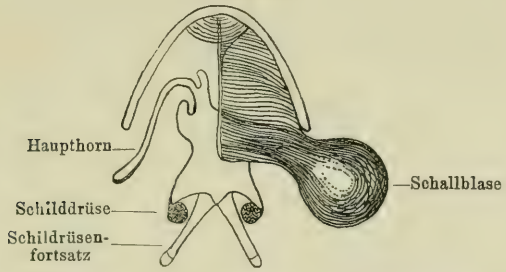
Schädel des Wasserfrosches, a) von oben, b) von unten. (n. Gaupp).

= Augenhöhle) und geht in das Os ethmoideum, das Siebbein über. Vor der Ethmoidalregion liegt die knorpelige Nasenhöhle, welche hauptsächlich das Geruchsorgan birgt.

Auch der Unterkiefer, Mandibula, besitzt eine knorpelige Grundlage, den Meckel'schen Knorpel, welcher am Quadratum artikuliert. Endlich gehört hier noch ein weiterer Teil des Visceralskelettes her, das Zungenbein, Cartilago hyoidea (Fig. 9). Von seinem plattenförmigen Körper gehen auf jeder Seite vier Fortsätze aus, unter welchen die vordersten, die Cornua principalia = Hauptthörner die bedeutendsten sind. Während der Körper des Zungenbeins und die hinteren drei Paare von Fortsätzen unter der Schlundhöhle liegen, umfassen diese die langen Hörner und treten medianwärts vom Quadratum jeder Seite an das Cerebralcranium. Die Fortsätze am Ende des Zungenbeinkörpers, die Processus thyreoidei = Schilddrüsenfortsätze sind verknöchert und umgreifen den Kehlkopf.

Auf diese Teile des Primordialcraniums legen sich nun folgende Deckknochen: Die paarigen Ossa fronto-parietalia, durch Verschmelzung von Stirn- und Scheitelbeinen entstanden, decken das Dach der Cerebralhöhle, so daß sie die erwähnten drei großen Offnungen in der dorsalen Wand des Primordialcraniums schließen. Getrennt werden sie durch die median verlaufende Sagittalnaht. Unter dem Boden jener Höhle verstreicht das unpaare, hammerförmige Os parabasale (Parasphenoid, Keilbein). In der Gegend des Quadratum jeder Seite tritt ein Os tympanicum auf, früher fälschlich Squamosum = Schuppenbein genannt, welches einen Processus zygomaticus nach vorn sendet. Die beiden Ossa nasalia = Nasenbeine bedecken die Nasenhöhle. In deren vorderem Teile liegen die Ossa intranasalia, und unter ihrem Boden, rechts und links, etwas voneinander getrennt, die Vomeres = Pflugscharbeine, welchen die erwähnten Gaumenzähne aufsitzen. Die übrigen noch zu nennenden Knochen tragen

Fig. 9.



Unterkiefer mit Schallblase, Zungenbein und Schilddrüse (n. Wiedersheim.)

im wesentlichen zur Bildung des Visceralskelettes bei. Sie sind in zwei Bogenreihen angeordnet, einer inneren und einer äußeren. Zu der inneren gehören die Ossa palatina = Gaumenbeine und die Ossa pterygoidea = Flügelbeine, deren Verlauf durch den genannten knorpeligen Processus pterygoideus des Quadratums im wesentlichen bestimmt ist. Den äußeren Bogen bilden jederseits ein Os intermaxillare = Zwischenkiefer (auch Prämaxillare = Vorkiefer), ein Os maxillare = Oberkiefer und ein Os quadrato-maxillare = Quadratjochbein, die beiden ersten mit Zähnen versehen. Auf den Meckel'schen Knorpel lagern sich rechts und links je ein Os dentale vorn und ein Os angulare hinten.

Da das vom Cerebralcranium umgebene Gehirn eine Anzahl Nerven aussendet, so existieren in der Schädelkapselwand entsprechende Öffnungen, Foramina, auf jeder Seite.

Es bleibt noch einiges über die Histologie des Skelettes zu sagen: Die erwähnten Bestandteile, hyaliner Knorpel, Kalkknorpel, echter Knochen, sind alles Modifikationen ein und derselben Art von Gewebe, nämlich Binde-

gewebe. Darin liegt auch der Grund, weshalb man das Skelett nicht als ein Organ betrachtet, sondern es ein „interorganologisches System“ nennt; denn das Bindegewebe dient, wie schon sein Name sagt, nur dazu, andere Gewebeformen, die dann meist zu Organen vereinigt sind, zu verbinden oder, wie in unserem Falle, zu stützen. Das Bindegewebe tritt noch in mehreren anderen Formen, außer den genannten auf, und da einige derselben, wie Sehnen, elastische Fasern, schon erwähnt wurden, und auch in den folgenden Kapiteln noch oft von Bindegewebe die Rede sein wird, so soll es hier kurz besprochen werden.

Bindegewebe setzt sich immer zusammen aus Zellen, von denen oft lange Ausläufer ausgehen, und aus einer von diesen Zellen ausgeschiedenen Grundsubstanz, die mehr oder weniger fest erscheint. Bei dem Sehnengewebe sind neben den spindelförmigen Zellen noch zahlreiche parallele Fibrillen (= Fasern) in die Grundsubstanz eingelagert, welche den Bändern und Sehnen die bekannte überaus zähe Konsistenz gegen Zug gewähren. Durch Säuren und Alkali werden sie zum Quellen gebracht und geben beim Kochen Leim. Die aus ähnlichen Fibrillen zusammengesetzten etwas stärker glänzenden elastischen Fasern unterscheiden sich von dem fibrillären Bindegewebe dadurch, daß sie weder quellen noch Leim geben. Beim hyalinen Knorpel liegen die bildenden Zellen, die Knorpelkörperchen, die ziemlich rundlich und ohne Fortsätze erscheinen, in einer Grundsubstanz, die beim Kochen Chondrin, ein Gemenge von Leim und Mucin, liefert. Die Haut, welche den Knorpel umschließt, ist das Perichondrium. Kalkknorpel entsteht dadurch, daß in die Grundsubstanz des Knorpels Kalkkörner abgelagert werden. Der echte Knochen weist eine Grundsubstanz auf, deren Hauptbestandteil phosphorsaurer Kalk ist. Die Knochenbildungszellen, die Osteoblasten, sind vielfach verästelt und stehen miteinander durch ihre Ausläufer in Verbindung. Der Knochen entsteht entweder direkt aus Bindegewebe durch einen „Ossifikationsprozeß“ oder er ist knorpelig präformiert. Im letzteren Falle unterscheidet man eine enchondrale Verknöcherung, bei der die Osteoblasten in den Knorpel einwandern und ihn allmählich durch Kalkablagerung ersetzen, und eine perichondrale Verknöcherung, wenn sich die Bildungszellen um den Knorpel herum zu einem Epithel ordnen, das dann die Knochensubstanz produziert. Die Ausscheidung derselben erfolgt stufenweise, so daß der Knochen eine Schichtung in Lamellen zeigt. Dabei gelangen einzelne der Osteoblasten in die Knochensubstanz hinein und werden nun Knochenkörperchen genannt. Diese sind es, welche, wie erwähnt, durch zahlreiche Ausläufer miteinander kommunizieren. Ein schönes Beispiel für die letztere Art von Knochenanordnung sind die Diaphysen der Röhrenknochen. Sie werden von zahlreichen Blutgefäßen durchzogen, um die sich Osteoblasten legen und Knochenlamellen ausscheiden, so daß kleine Lamellensysteme entstehen, welche von den großen Grundlamellen umzogen werden. Die von den Blutgefäßen eingenommenen Hohlräume der kleinen Systeme nennt man Havers'sche Kanäle. Die Epiphysen der Röhrenknochen verknöchern enchondral. Das die Knochen umgebende Gewebe von leben-

den Zellen heißt Periost, Knochenhaut. Wachsen können die Knochen einmal dadurch, daß von allen Seiten neue Substanz auf sie aufgelagert wird, andererseits dadurch, daß einzelne Stellen in ihnen nicht verkalkt sind und reichlich Osteoblasten enthalten. Durch letzteren Modus ist es hauptsächlich den Röhrenknochen ermöglicht, länger zu werden, ohne daß gleichzeitig ihr Durchmesser unverhältnismäßig zunimmt.

Technische Bemerkung. Um ein unversehrtes Skelett des Frosches zu erhalten, empfiehlt es sich, dasselbe nach Ablösung aller größeren Weichteile für eine kurze Zeit, höchstens fünf Minuten, in heißes, nicht kochendes Wasser zu halten. Es lassen sich dann die übrigen Muskeln usw. leicht mit der Pincette abreißen. Das so gereinigte Skelett wird in der gewünschten Stellung getrocknet und in der Sonne gebleicht. Die einzelnen Knochen halten durch die sie verbindenden Bänder von selbst zusammen, so daß eine Befestigung durch Draht unnötig ist. Um Deckknochen zu isolieren und die knorpelige Grundlage zu erhalten, z. B. die Clavicula oder das Primordialcranium, muß man die betreffenden Teile vorsichtig mit heißem Wasser behandeln, bis die Verbindungen sich lösen. Über die histologische Untersuchung vergl. Lee und Mayer. Von Knochen müssen Dünnschliffe hergestellt werden.

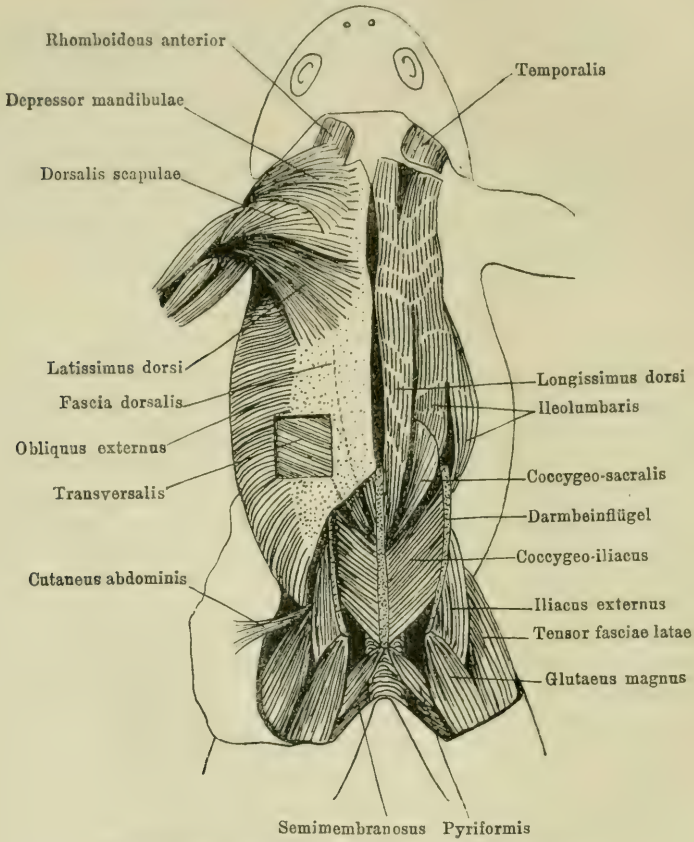
3. Die Muskulatur.

Die Muskulatur, welche die einzelnen Teile des Körpers bewegt, teilt man ein in die Muskeln des Rückens, des Bauches, der Brust, der Extremitäten und der Kehlgegend. Bei der überaus großen Zahl derselben und wegen der bei vielen von ihnen übereinstimmenden Anordnung würde eine detaillierte Beschreibung jedes einzelnen Muskels hier viel zu großen Raum einnehmen; wir müssen uns daher auf die Besprechung der hauptsächlichsten beschränken. Die beigefügten Skizzen zeigen wenigstens die Lage der wichtigsten Körpermuskeln. Für ein genaueres Studium muß auf die umfassende Darstellung bei Gaupp verwiesen werden.

Betrachten wir die Rückenseite eines der Haut entblößten Frosches, so sehen wir die mediane Partie eingenommen von einer fibrösen Membran, der Fascia dorsalis. Nach jeder Seite verläuft von ihr ein breites Muskelband, der Musculus obliquus externus. In der Schultergegend liegen rechts und links eine Anzahl von querverlaufenden Muskeln, welche zur Bewegung der Arme dienen. Von hinten angefangen finden wir, teilweise unter der Fascia dorsalis, den M. latissimus dorsi und den M. dorsalis scapulae (oder infraspinatus), welche den Arm nach der Dorsalseite ziehen. Der M. dorsalis scapulae liegt auf der Suprascapula und wird etwas überdeckt von dem M. depressor mandibulae, der mit seinem unteren spitzen Ende am Unterkiefer hinter dessen Gelenkung am Schädel angreift, so daß seine Kontraktion den Mund öffnet. Unter diesen äußerlich sichtbaren Muskeln liegen mehrere Gruppen, welche das Schulterblatt bewegen, so die Mm. rhomboidei und serrati. Der M. cucullaris, vom Depressor mandibulae überdeckt, beugt den Kopf abwärts. Entfernen wir die Fascia dorsalis, so fallen mehrere von vorn nach hinten verlaufende, lange Muskelbänder auf, welche den Rumpf und den Kopf strecken. Der innerste ist der M. longissimus dorsi,

unter welchem der seitlicher gelegene mehrteilige M. ileolumbaris hinten hervortritt. Auf diesen folgt rostral der M. coccygeo-sacralis, und zwischen dem Steißbein und dem Flügel des Darmbeines der M. coccygeo-iliacus. Außer diesen langen Rückenmuskeln existieren noch kurze Rückenmuskeln,

Fig. 10.



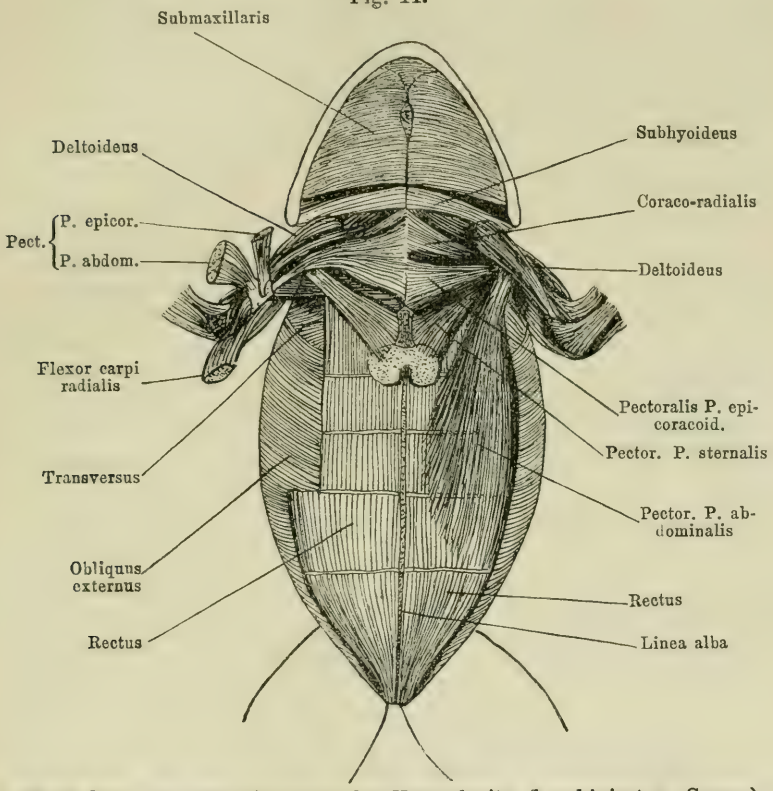
Muskulatur des Frosches von der Dorsalseite.
(kombiniert nach Gaupp.)

die zur Bewegung der Wirbelsäule dienen und am besten von der Ventralseite nach Entfernung der Eingeweide zu sehen sind. Es sind die Mm. intercrurales zwischen je zwei Wirbelkörpern, und die Mm. intertransversarii zwischen den Querfortsätzen der Wirbel. An diese Rückenmuskeln schließen sich einige Muskeln an, welche von dem Becken nach der hinteren Extremität verlaufen. So der M. semimembranosus, M. iliacus externus,

M. pyriformis, vor allem aber der Glutaeus magnus und der Tensor fasciae latae, welche zusammen mit dem M. cruralis die drei Köpfe eines langen Oberschenkelmuskels, des M. triceps femoris ausmachen.

Die Bauchseite des Frosches zeigt ein wesentlich anderes Bild als der Rücken (Fig 11). In der Mittellinie teilt ein bindegewebiges Band, die Linea alba, die Muskulatur in zwei symmetrische Hälften. Durch diese Linea

Fig. 11.



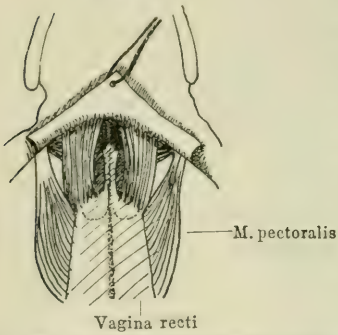
Muskulatur des Frosches von der Ventralseite (kombiniert n. Gaupp).

alba schimmert ein deren Verlauf folgendes großes Blutgefäß (Vena abdominalis) hindurch, und zu beiden Seiten verstreicht der lange M. rectus abdominis, welcher durch eingelagerte Bindegewebsscheidewände, die Inscriptiones tendineae, segmentiert erscheint, und bedeckt ist von der membranösen Rektusscheide (Vagina recti). Der bereits erwähnte Obliquus externus greift vom Rücken bis auf die Bauchseite herum. Wenn man ihn abpräpariert, so findet man unter ihm die etwas anders gerichteten Fasern eines ähnlichen breiten Muskelbandes, des M. transversus (oder Obliquus internus),

der auch von dem Rücken bis zum Rectus abdominis reicht. Vorn treten ähnlich wie auf der Rückenseite quergelagerte Muskeln auf, welche meist Antagonisten von jenen sind, das heißt, den durch die dorsalen Muskeln gehobenen Arm nach der Bauchseite führen oder nach hinten ziehen. Sie sind größtenteils zwischen den Teilen des Schultergürtels einerseits und den Armknochen andererseits ausgespannt. Von hinten beginnend treffen wir drei Portionen des M. pectoralis, nämlich eine Portio abdominalis, sternalis und epicoracoidea. Vor diesen liegt der M. coraco-radialis (oder sternoradialis). Mehr in der Tiefe findet sich der M. coraco-brachialis in zwei Portionen, und weit auf den Arm übergreifend, der ihm teilweise entgegenwirkende M. deltoideus mit drei Portionen. — Unter dem Mundhöhlenboden fällt der breite M. submaxillaris auf und der dahinter liegende schmale M. subhyoideus.

Es sind hier zwei Paare von kleinen Muskeln zu erwähnen, welche von dem Rumpf nach der Haut des Frosches verstreichen. Das ist vorn, ventral der etwa in Höhe des knorpeligen Teiles des Sternums von der Rektusscheide entspringende M. cutaneus pectoris, welcher eine sehr dünne Lamelle darstellt und deshalb ein vorzügliches Objekt abgibt, um die Endigung eines Nerven an einem Muskel zu studieren (Fig. 12). Der Nerv, ein Ast des Nervus pectoralis communis, tritt von der Dorsalseite an ihn heran. Der Muskel dient wahrscheinlich dazu, die in den zwischen Haut und Muskulatur liegenden Lymphsäcken jener Region befindliche Lymphe zu bewegen. — Der andere dieser Muskeln ist der M. cutaneus abdominis, welcher zwischen dem ventralen Rand der Beckenscheibe und der Rückenhaut ausgespannt ist (Fig. 10).

Fig. 12.



Brustgegend des Wasserfrosches. Haut quer durchschnitten und nach vorn umgelegt, um den Ansatz des Cutaneus pectoris an ihr zu zeigen (n. Gaupp).

Von den Muskeln der vorderen Extremität sei noch der M. anconaeus (oder triceps) erwähnt, welcher den Arm streckt. Es folgen dann am Unterarm und der Hand eine ganze Anzahl von Muskeln, welche die Hand strecken, beugen oder drehen, und ebenso existieren für jeden Finger und jedes Fingerglied besondere Muskelchen, die hier nicht im einzelnen aufgezählt werden können. Beim männlichen Frosch sind die Armbeugemuskeln besonders stark ausgebildet, da sie bei der Umklammerung der Weibchen während der Kopulation außerordentlich in Anspruch genommen werden.

Am Oberschenkel finden sich neben dem aufgeführten Triceps femoris noch seine Antagonisten, der M. sartorius und der M. ileo-fibularis, welche den Unterschenkel beugen; ferner mehrere Mm. adductores, welche das Femur anziehen, und mehrere andere zur weiteren Bewegung des Oberschenkels. Bemerkenswert sind der M. peroneus des Unterschenkels, der

den Fuß streckt, sowie der M. tibialis anticus, und deren Antagonisten, der M. plantaris longus (oder Gastrocnemius, der Wadenmuskel) und der M. tibialis posticus.

Von den Muskeln des Kopfes haben wir außer der erwähnten noch folgender zu gedenken. Das Schließen des Mundes bewirken der M. masseter maior und minor, von denen der erstere auch das Trommelfell spannt; ferner der M. temporalis, sowie der M. pterygoideus. — Der Augapfel wird gedreht durch sechs Muskeln, von denen vier „gerade“ und zwei „schräge“ genannt werden. Die geraden ziehen etwa vom Äquator des Augapfels nach hinten, die schrägen dagegen von dem Augapfel medial. Die geraden heißen M. rectus superior (oberer), inferior (unterer), medialis (innerer) und lateralis (äußerer); die schrägen sind der M. obliquus superior (oberer) und inferior (unterer). Der Augapfel kann in den Kopf zurückgezogen werden durch einen weiteren Muskel, den M. retractor bulbi, der in drei Portionen auftritt. Ein M. levator bulbi drängt ihn wieder vor, und ein besonderer Teil von ihm bewegt die Nickhaut.

Am Kehlkopf finden sich mehrere Muskeln, von denen einer ihn öffnet, drei ihn schließen können; auch die Spannung und Entspannung der Stimmlippen wird von ihnen besorgt. — Endlich seien noch die Muskeln genannt, welche zur Bewegung des Zungenbeins dienen und damit die Schluckbewegung vermitteln. Es sind jederseits vier, von denen der M. omohyoideus und der M. sternohyoideus das Zungenbein senken, während es der M. petrohyoideus hebt. Der M. genio-hyoideus zieht es nach vorn. Die Zunge selbst enthält auch noch mehrere Muskeln.

Die Rumpfmuskeln sind meist platt, die der Extremitäten dagegen zylindrisch geformt und langgestreckt. Die Enden der Muskeln gehen gewöhnlich über in Sehnen, fibrilläres Bindegewebe, durch welches sie an ihren Insertionsstellen befestigt sind. Mehrköpfige Muskeln zeigen eine gespaltene Muskelmasse, von welcher jeder Teil in eine besondere Sehne ausläuft. Die einzelnen Muskeln werden getrennt voneinander durch faserige Bindegewebsscheiden (Fascien).

Histologisch unterscheiden wir glatte und quergestreifte Muskeln. Die in diesem Abschnitt beschriebenen gehören alle dem letzteren Typus an. Glatte Muskelfasern finden sich in der Haut, bei deren Besprechung sie ja schon erwähnt wurden, ferner in den Eingeweiden und den Blutgefäßen. Da sie eng mit dem Bau jener Organe verknüpft sind, soll ihre Anordnung erst mit diesen zusammen erörtert werden.

Die glatten Muskeln sind faserförmig und werden gebildet von spindelförmigen Zellen, die mit Kernen versehen sind. Das Wesentliche an ihnen ist die kontraktile Substanz, welche die schon bei den einzelligen Organismen zu beobachtende Fähigkeit des Protoplasmas, sich zusammenzuziehen, in gesteigertem Maße besitzt.

Die quergestreiften Muskeln sind zusammengesetzt aus sogenannten Primitivbündeln, welche ihrerseits aus den einzelnen parallel verlaufenden

Muskelfibrillen bestehen. Jedes Primitivbündel ist von einer Haut, dem Sarcolemm umgeben und enthält zwischen den Fibrillen die Kerne der Muskelzellen. Eine einzelne Muskelfibrille setzt sich zusammen aus einer Anzahl von Segmenten, welche voneinander durch sogenannte „Zwischenscheiben" getrennt werden. Im Innern jedes Segments finden sich durch verschiedenes Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnete Schichten, welche in der Weise angeordnet sind, daß immer je eine doppeltlichtbrechende (anisotrope) Zone in der Mitte vorhanden ist, die von zwei einfachlichtbrechenden (isotropen) begrenzt wird. Mitten in der anisotropen Schicht befindet sich eine hellere Zone, die Hensen'sche Mittelscheibe. Die entsprechenden Zonen liegen in den nebeneinander befindlichen Fibrillen alle auf gleicher Höhe, so daß auch deren Gesamtheit eine solche Streifung aufweist, was zu dem Namen „quergestreifte Muskeln" Veranlassung gegeben hat.

Technische Bemerkung. Um ein Gesamtbild der Muskeln zu erhalten, entfernt man die Haut des getöteten Frosches. Dies geschieht in der Weise, daß man dieselbe rings um den Hals mit der Schere aufschneidet und erst den großen hinteren Teil, dann den kleinen vorderen Rest wie einen Handschuh vom Rumpf, resp. Kopf und Gliedmaßen streift, wobei es sich empfiehlt, sowohl den Frosch als auch die Haut wegen ihrer Schlüpfrigkeit nicht mit den bloßen Fingern, sondern mit einem Tuch anzufassen. Die Septen, vermittels welcher die Haut angewachsen ist, reißen leicht. Da die in den Lymphsäcken enthaltene Lymphe an den Augen Entzündungen hervorrufen kann, ist ein Spritzen zu vermeiden. Am After muß man natürlich den Enddarm, der dort in die Haut übergeht, durchschneiden. Die tieferen Muskelschichten macht man sichtbar, indem man die darüberliegenden entfernt, was am besten gelingt, wenn man das Präparat einige Zeit in etwa 70—80prozentigen Alkohol legt. — Über die mikroskopische Untersuchung vergl. Lee und Mayer.

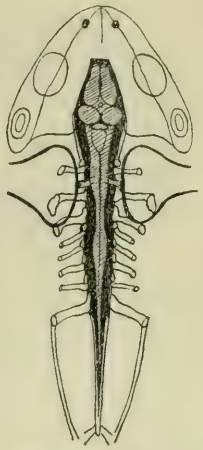
4. Das Nervensystem.

Das Nervensystem hat in letzter Linie die Funktion, die Bewegungen des Organismus auszulösen, den Muskeln den Impuls zu ihrer Tätigkeit zu geben. Die zu dieser Leistung nötige Energiemenge erhält es einerseits von Reizen, welche den Körper treffen (auch die durch die Zustände der verschiedenen Organe, z. B. Muskelspannung, gesetzten Reize gehören hierher), andererseits enthält es selbst jederzeit eine Menge aufgespeicherter, gewissermaßen latenter Energie, die ihren Ursprung teils von eben jenen Reizen, besonders aber von seiner eigenen physiologischen Beschaffenheit nimmt. Dementsprechend ist es differenziert in: Organe, welche jene Reize aufzunehmen haben, die Sinnesorgane, einen peripheren Teil, der aus Bahnen, Nerven besteht, welche teils Reize nach einer Zentrale führen (rezeptorische, sensible Nerven), teils von dort nach der Peripherie des Körpers zurücklaufen, um an den Muskeln zu enden, die sie in Funktion setzen (motorische Nerven), — und den zentralen Teil selbst, der sich in Gehirn und Rückenmark gliedert. Dazu kommt noch das sympathische Nervensystem, welches mehr selbständig hauptsächlich die Eingeweide innerviert.

a) Das zentrale Nervensystem.

Das zentrale Nervensystem erstreckt sich von der Schädelhöhle im Cerebralcranium, wo das Gehirn liegt, bis in den hinteren Teil der Wirbelsäule, deren Wirbelkanal das Rückenmark aufnimmt. Über die Topographie, das ist seine Lage zu den Teilen des Skelettes und die Größenverhältnisse, gibt nebenstehende Skizze (Fig. 13) Auskunft. — Das Zentralnervensystem ist umgeben von drei Hüllen, deren hier zunächst gedacht werden soll. Eine als Pia mater (primitiva), primäre Gefäßhaut, bezeichnete liegt den Teilen des Gehirns und Rückenmarks dicht an. Sie ist schwarz pigmentiert und reich mit Gefäßen versehen, so daß sie die Ernährung des Zentralnervensystems vermittelt. Durch einen schmalen Lymphraum, den Subduralraum, von ihr getrennt verläuft eine zweite, kräftige fibröse Haut, das neurale Blatt der Dura mater. Um sie herum befindet sich der Peri- oder Interduralraum, den nach außen das parietale Blatt der Dura mater begrenzt. Diese Haut liegt den Knochen des Wirbelkanals und den Wänden der Schädelhöhle dicht an, so daß sie auch als Endorhachis, inneres Periost jener Knochen bezeichnet wurde; es scheint aber ein solches Periost noch neben jener Hülle vorhanden zu sein, wenn es vielleicht auch zum größten Teil mit ihr verschmolzen ist. Die Dura mater ist schwach pigmentiert, nur da, wo sie mit Knochen in Berührung tritt, etwas stärker.

Fig. 13.



Topographie des Zentral-Nervensystems (n. Gaupp.)

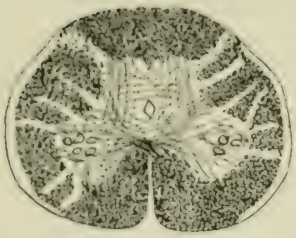
Das Rückenmark. Der langgestreckte Strang des vorn unmittelbar ins Gehirn übergehenden Rückenmarks zeigt an zwei Stellen Anschwellungen, nämlich da, wo es die zu den Extremitäten laufenden Nerven verlassen (Fig. 13). Hinten verjüngt es sich und ist in einen dünnen Faden, das Filum terminale (= Endfaden), ausgezogen. Wie besonders aus dem Verhalten der Ursprungsstellen der vom Rückenmark abgehenden Nerven hervorgeht, hat dieses bei den Anuren die Tendenz, sich möglichst weit nach vorn zu ziehen, eine Tendenz, die sich auch in der Kürze dieses Organs zeigt. Das Filum terminale scheint dabei fast nur als Fixationsmittel benutzt zu werden, denn es enthält keine nervösen Elemente mehr, sondern ist rein bindegewebiger Natur. Vielleicht ist diese Verkürzung des Rückenmarks bedingt durch die starken Biegungen, welche der Wirbelsäule durch die Verbindung ihres hinteren Teiles mit den Darmbeinen ermöglicht sind, wie sie denn auch bei einem anderen Tier, das sich stark einrollen kann, dem Igel, ähnlich vorhanden ist.

In der dorsalen Mittellinie des Rückenmarks verläuft ein schwacher Einschnitt, der Sulcus medianus dorsalis, den besonders im Bereich der vorderen Anschwellung rechts und links eine kleine Einsenkung begleitet.

Ventral dagegen zeigt das Rückenmark eine tiefe Furche, die Fissura mediana ventralis.

Machen wir einen Querschnitt durch das Rückenmark (Fig. 14), so sehen wir, daß es in seiner Mitte von einem Kanal, Canalis centralis, durchzogen wird und daß der zentrale Teil seiner sonst weißlichen Masse grau erscheint. Man unterscheidet demnach direkt eine weiße und eine graue Substanz. Der Querschnitt der grauen Substanz (auf nebenstehender Figur hell erscheinend) hat etwa die Form eines ×, in dessen Mittelpunkt der Zentralkanal liegt. Die von ihrem mittleren Teil dorsal und ventral abgehenden Fortsätze, die Schenkel des ×, entsprechen natürlich Leisten, welche in der Vierzahl die weiße Substanz durchziehen. Man nennt sie vordere (ventrale) und hintere (dorsale) Hörner.

Fig. 14.



Querschnitt durch den vorderen Teil des Rückenmarks d. Frosches (n. Gaupp).

Das Gehirn. Das Gehirn stellt den vorderen Abschluß des Zentralnervensystems dar und wird gewöhnlich in fünf Teile gegliedert (Gaupp unterscheidet deren sechs), welche von hinten nach vorn sind:

1. Myelencephalon (Nachhirn, Medulla oblongata) . . } Rhomb-
2. Metencephalon (Hinterhirn, Kleinhirn, Cerebellum) . } encephalon.
3. Mesencephalon (Mittelhirn, Lobi optici, Corpora bigemina) . . . . . Mesencephalon.
4. Diencephalon (Zwischenhirn, Thalamencephalon, Thalamus opticus) . . . . . } Pros-
5. Telencephalon (Vorderhirn, Großhirn, Cerebrum) Hemisphaeria cerebri) . . . . . } encephalon.

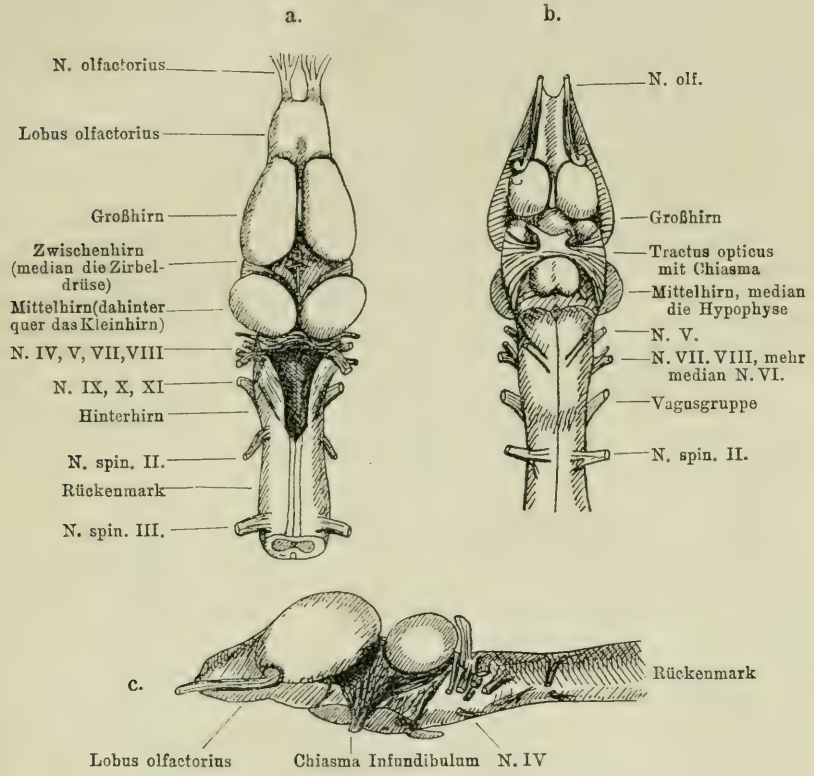
Zwischen dem Hinterhirn und dem Mittelhirn liegt nach Gaupp noch der Isthmus rhombencephali, der allerdings nur in der Jugend des Frosches deutlich gegen die andern Hirnteile abgesetzt ist. Wegen ihres gemeinschaftlichen Ursprunges faßt man das Myelencephalon und Metencephalon zusammen unter dem Namen Rhombencephalon, und ebenso das Diencephalon und Telencephalon als Prosencephalon. Zwischen beiden liegt das Mesencephalon, das auch schon bei der Entstehung des Gehirns von jenen getrennt angelegt wird, wie wir später in dem Abschnitt über die Entwicklung noch sehen werden.

Das Myelencephalon ist die direkte Verlängerung des Rückenmarks, von dem es auch durch keine scharfe Grenze getrennt wird. Es verbreitert sich nach vorn und gibt einer Anzahl starker Gehirnnerven den Ursprung. Ferner sehen wir den Sulcus medianus dorsalis sich in diesem Gehirnabschnitt in eine dreieckige Grube, Fossa rhomboidalis = Rautengrube,

fortsetzen, welche von einer darüberziehenden dünnen blutgefäßreichen Haut, der Tela chorioidea überdeckt ist.

Auf das Nachhirn folgt nach vorn zu das Metencephalon, dessen ventraler Teil sich äußerlich nicht von den davor- und dahinterliegenden Gehirnabschnitten unterscheidet, während sein dorsaler Teil, das Cerebellum, als eine schmale quergestellte Platte die Rautengrube rostal abschließt.

Fig. 15.



Das Gehirn des Frosches (n. Gaupp).
a. Dorsal-, b. Ventral-, c. Seitenansicht.

Den kleinen vor dem Cerebellum liegenden, ebenfalls nur dorsal entwickelten Isthmus rhombencephali überdecken zwei Auftreibungen des folgenden Teiles, die Lobi optici, welche die dorsale Partie des Mesencephalons darstellen. Sie sind zwei längliche blasenförmige Gebilde, deren Längsachsen nach hinten in einem Winkel von etwa 90° konvergieren, so daß zwischen ihnen ein kleines dreieckiges Stück des Mittelhirns auf einem tieferen Niveau bleibt. Hier ist das Gehirn am breitesten. Den unteren

Teil des Mesencephalons bilden die Pedunculi cerebri, die fast ganz von einem nach rückwärts umgebogenen ventralen Fortsatz des folgenden Hirnabschnittes verdeckt werden. Aus dem Mittelhirndach entspringt rechts und links je ein Tractus opticus, der an der Seite des Mesencephalons schräg abwärts nach vorn verläuft, bis er sich ventral mit dem andern kreuzt und das Chiasma nervorum opticorum bildet, von dem dann je ein Augennerv nach den Sehorganen zieht.

Diese Sehnervenkreuzung liegt schon unter dem vorletzten Hirnabschnitt, dem Diencephalon. Hinter dem Chiasma ist der Boden des Zwischenhirns in einen kaudal gerichteten Trichter, das Infundibulum, ausgezogen, welches, wie eben erwähnt, bis unter das Mittelhirn reicht. Hinter der Spitze dieses Infundibulums liegt eine Drüse, die Hypophysis cerebri. Vor der Opticuskreuzung steigt der Zwischenhirnboden allmählich nach vorn zu als Lamina terminalis (= Endplatte), die eine vordere Wand des Diencephalon darstellt. Auch an der Dorsalseite finden wir zwei allerdings nur unansehnliche Auswüchse des Zwischenhirns, den von hinten nach vorn umgelegten Zirbelstiel (Epiphysis, Zirbeldrüse) und davor die Paraphysis.

Ein paar Vortreibungen rechts und links an der Vorderseite des Diencephalon bilden das Telencephalon. Seine durch die Fissura sagittalis getrennten Hemisphären sind, wie eine Lateralansicht des Gehirns zeigt, stark nach der Dorsalseite aufgewölbt. Vorn schließt sich an jede von ihnen ein Lobus olfactorius (Riechlappen) an, abgegrenzt durch eine seichte Furche Fovea limbica. Beide Lobi olfactorii sind median miteinander verwachsen.

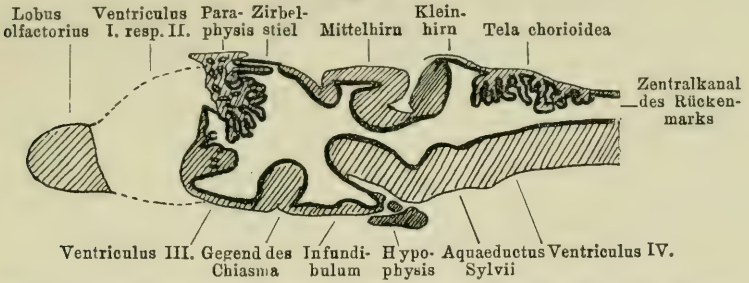
Gehen wir nun dazu über, einen vertikal durch die Mitte des Gehirns geführten Längsschnitt (Sagittalschnitt) zu betrachten, wie ihn Fig. 16 darstellt, so sehen wir, daß sich im Innern der besprochenen Abschnitte eine Anzahl von Hohlräumen (Ventrikeln) befindet, welche miteinander in Verbindung stehen.

In dem Nachhirn erweitert sich der Zentralkanal des Rückenmarks zu dem Ventriculus quartus, der mit der erwähnten Rautengrube identisch ist. Der dorsal von dem Kanal liegende Teil des Rückenmarks flacht sich hier zu einer dünnen epithelialen Lamelle ab, die natürlich, wie ja das ganze Zentralnervensystem, noch von der Pia mater bedeckt ist. Beide Membranen zusammen bilden die Tela chorioidea, deren innere Oberfläche durch zahlreiche Querfalten vergrößert ist. Die Pia-Lamelle ist reich mit fein verästelten Blutkapillaren versehen, so daß der so entstehende Plexus chorioideus, wie man eine solche Verflechtung von Blutgefäßen nennt, sich stark an der Ernährung der an ihn stoßenden Gehirnabschnitte beteiligt.

Der Ventriculus tertius liegt im Innern des Diencephalon. Er ist mit dem Ventriculus IV. verbunden durch einen Kanal, Aquaeductus Sylvii (Wasserleitung des Sylvius), der ventral vom Cerebellum und den

Corpora bigemina verläuft. Im Boden des Aquaeductus befindet sich unter dem Isthmus rhombencephali eine Vertiefung, die Isthmusgrube. In die Lobi optici reichen ein paar Erweiterungen des III. Ventrikels hinein. Das Lumen des Infundibulum und dasjenige des ebenfalls hohlen Zirbelstiels stehen auch mit ihm in Verbindung. Da wo das Chiasma der Sehnerven liegt, springt der Boden des Zwischenhirns als eine breite quere Falte weit ins Innere des Ventrikelraumes vor. Ebenso wie das Dach des IV Ventrikels ist auch die Decke des III., wenigstens soweit sie vor der Epiphysis liegt, zu einem Plexus chorioideus umgewandelt, vor welchem die erwähnte Paraphysis emporragt. Schließlich sind auch die beiden Großhirnhemisphären hohl. Ihre Lumina, die sogar bis in die Lobi olfactorii reichen, stellen einen Ventriculus primus und secundus vor, und hängen mit den übrigen Hohlräumen und untereinander zusammen durch einen schmalen Durchlaß, das Foramen Monroi (oder interventriculare). Die dicke dorsale Wand der Hemisphären ist der Mantel = Pallium. Ein Corpus

Fig. 16.



Sagittalschnitt durch das Gehirn eines jungen Grasfrosches (n. Gaupp).

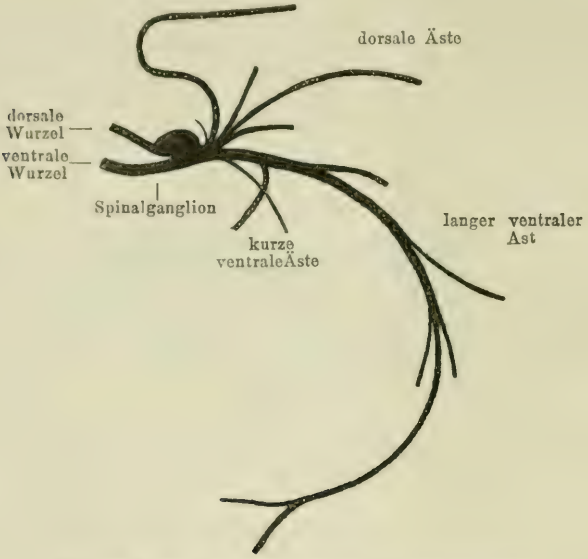
striatum, wie man eine Verdickung der unteren seitlichen Großhirnwand nennt, ist nur schwach entwickelt als Ganglion basale. Auf einem frischen Sagittalschnitt bemerken wir noch eine Anzahl von quergeschnittenen Commissuren, das sind Nervenfaserbündel, welche die beiden seitlichen Gehirnhälften miteinander verbinden. So finden wir in dem verdickten Teile der Lamina terminalis eine solche Commissura pallii anterior, welche etwa dem Corpus callosum (Balken) der höheren Vertebraten entspricht. Unter ihr liegt in zwei Portionen die Commissura anterior. Dicht hinter der Paraphysis verstreicht die Commissura habenularis (oder superior), und vor den Lobi optici die Commissura posterior.

Es erübrigt noch, den Anhangsgebilden des Zwischenhirns einige Beachtung zu schenken. Die Epiphysis, der Zirbelstiel, ist ein dünnwandiger Schlauch, der dem Dach des Zwischenhirns direkt aufliegt. Es begleitet ihn dorsal ein Nervus parietalis, der die knöcherne Schädeldecke durchbricht, indem er die Sagittalnaht als Durchtrittsstelle benutzt, und in das Pinealorgan oder Corpus epitheliale eintritt, welches in der Haut

auf der Mitte des Scheitels liegt. Dieses ist ein uraltes Sinnesorgan, welches bei einigen Reptilien noch heute den Bau eines Auges erkennen läßt. (Vgl. das in dem Abschnitt „Die Sehorgane“ über dieses Stirnorgan Gesagte. S. 48.)

Die Paraphysis, der Adergeflechtsknoten, ist eine vor der Zirbel gelegene dorsale Ausstülpung des Zwischenhirndaches, die stark vaskularisiert (von Blutgefäßen durchzogen) ist, zahlreiche hohle Fortsätze entwickelt hat und einen drüsigen Charakter aufweist.

Fig. 17.



Schema der Verästelung eines Spinalnerven des Frosches (n. Gaupp).

Die Hypophysis cerebri (Glandula pituitaria) besteht aus zwei auch ontogenetisch scharf geschiedenen Teilen, einer Pars anterior, welche dem Infundibulum fest anliegt, und einer Pars posterior, die sich leicht von der Umgebung loslöst. Der vordere Teil ist kleiner und besteht im wesentlichen aus zwei seitlichen Lappen, die durch ein schmales Mittelstück verbunden sind. Der hintere Teil ist voluminöser und verdeckt den vorderen fast ganz.

b) Das periphere Nervensystem.

Die Rückenmarksnerven. (Fig. 17 u. 18.) Beim erwachsenen Frosch sind zehn, selten elf Paar von Spinalnerven vorhanden, welche das Rückenmark verlassen und sich im Rumpf und den Extremitäten ver-

teilen. Jeder dieser Spinalnerven entspringt aus dem Zentralorgan mit zwei Wurzeln, von denen, wie entsprechende Versuche gelehrt haben, die dorsale rezeptorisch, sensibel, die ventrale motorisch ist. Kurz vor der Vereinigung beider findet sich in der dorsalen Wurzel eine Anschwellung, das Spinalganglion. Die Spinalganglien liegen seitlich von der Wirbelsäule immer da, wo die Bögen zweier Wirbel eine Öffnung (Foramen intervertebrale) zwischen sich lassen, und ventral von den Processus obliqui. Wenn man die Wirbelsäule von der Ventralseite her durch Entfernen der Eingeweide freilegt, so erscheinen rechts und links von ihr paarweise gelbweiße Körperchen, die sogenannten „Kalksäckchen", von denen später beim Gehörorgan, mit welchem sie zusammenhängen, noch die Rede sein wird. Um die Spinalnerven, welche in diesen Kalksäckchen liegen, sichtbar zu machen, muß man deren Wand öffnen und den in ihnen enthaltenen Kalk mit fünfprozentiger Salpetersäure auflösen.

Die vorderen Spinalnerven verlassen das Rückenmark etwa in gleicher Höhe mit ihren Austrittstellen, der Ursprung der hinteren dagegen liegt viel weiter vorn als die von ihnen benutzten Foramina intervertebralia, so daß die Nerven innerhalb des Canalis vertebralis noch ein Stück weit caudal laufen. In dem hinteren Abschnitt des Wirbelkanals verstreichen also eine ganze Anzahl von Nerven parallel mit dem Rückenmark, so daß eine sogenannte Cauda equina (= Pferdeschwanz) entsteht, an deren Bildung sich das Filum terminale beteiligt. Da beim Frosch der erste Spinalnerv nur während des Embryonallebens vorhanden ist, so müssen wir den vordersten des erwachsenen Tieres mit Nervus spinalis II bezeichnen. Er verläßt den Wirbelkanal zwischen dem ersten und zweiten Wirbel. Da durch jedes Foramen intervertebrale immer nur ein Nerv austritt, so ergibt sich, daß der III. Nerv vor dem dritten, der IV. vor dem vierten Wirbel sichtbar wird usw. bis zum X., der das Foramen zwischen Steißbein und neuntem Wirbel benutzt. Der Nervus spinalis XI durchbricht das Os coccygis selbst, und ebenso der nur sehr selten vorhandene Nervus spinalis XII.

Gleich nach der Vereinigung seiner beiden Wurzeln teilt sich jeder Rückenmarksnerv wieder in dorsale und ventrale Äste, die nun aber nicht wie jene entweder rein motorisch oder rein sensibel sind, sondern sowohl zentrifugal als zentripetal leitende Fasern enthalten, also gemischter Natur sind, wie man sagt. Die dorsalen Äste innervieren die Haut und die Muskulatur des Rückens. Die ventralen Äste sind kurze und lange. Erstere gehen teils zu den in der Tiefe liegenden Muskeln der Wirbelsäule, teils als Rami communicantes (= Verbindungszweige) zum sympathischen Nervensystem, das wir noch näher kennen lernen werden; letztere dagegen werden in ihrem Verhalten im wesentlichen bestimmt durch die Verschiedenheit der Gebiete, welche sie innervieren. Da sie die größten und auffallendsten Nerven des ganzen Tieres sind, müssen wir sie noch etwas näher betrachten.

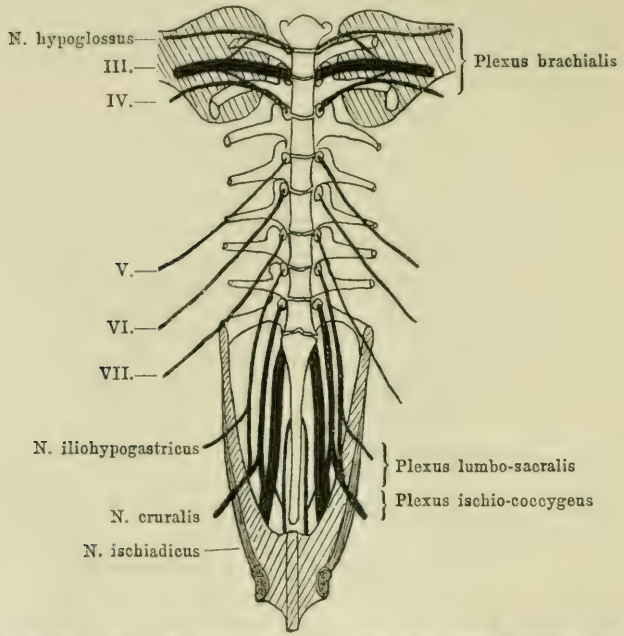
Einige der langen ventralen Äste stehen untereinander in Verbindung und bilden dadurch einen Plexus. Es werden beim Frosch drei große

Plexusbildungen unterschieden, an denen die einzelnen Nerven in folgender Weise beteiligt sind:

1. Plexus brachialis langer ventraler Ast des N. spin. II, III, IV.
2. Plexus lumbo-sacralis „ „ „ „ „ „ VIII, IX, X.
3. Plexus ischio-coccygeus „ „ „ „ „ „ X, XI (ev. XII).

Die langen ventralen Äste (in diesem Abschnitt meist einfach mit II, III usw. bezeichnet) zeigen nun im einzelnen folgendes Verhalten: Der II. begibt sich in der Hauptsache auf der Ventralseite der Mundhöhle nach vorn, wo sein

Fig. 18.



Schema des Verlaufs der langen ventralen Äste der Spinalnerven des Frosches (n. Gaupp).

Innervationsgebiet, die Muskeln des Zungenbeins liegen. Dieser Teil entspricht dem N. hypoglossus der höheren Wirbeltiere. Ein anderer Teil innerviert Schultergürtelmuskeln, ein dritter geht mit dem langen ventralen Ast des N. spin. III die Plexusbildung ein. Dieser III. stellt den Hauptbestandteil des Plexus brachialis dar und ist zugleich der stärkste Nerv des ganzen Tieres. Der IV. gibt einen meist nur unscheinbaren Ast an den Plexus brachialis ab, indem er sich dem III. bis auf geringe Entfernung nähert. Mit seinem Hauptteil biegt er nach hinten um und wird so zum N. abdominalis I, der noch zwei kleine Zweige an die Schultermuskulatur

abgibt, im wesentlichen aber an der Innervation des M. obliquus externus und des M. transversus teilnimmt. Aus dem Plexus brachialis geht der Armnerv hervor, dessen Hauptäste der N. brachialis longus inferior (s. ulnaris) und der N. brach. long. superior (s. radialis) sind. Sie innervieren mit ihren weiteren Verzweigungen die Arm-, Hand- und Fingermuskeln. Der V., VI. und VII. sind reine Abdominalnerven. Sie ziehen an der Innenseite des M. transversus hin, durchbohren ihn schließlich und begeben sich an die Ventralseite der Bauchwand, um die dort befindlichen Muskeln zu versorgen. Der VIII. geht in der Hauptsache in der Bildung des nächsten Plexus auf. Nur ein schwacher Teil verläuft als N. iliohypogastricus nach dem M. rectus. Der IX. und X. bilden zusammen mit dem Hauptteil des VIII. den Plexus lumbo-sacralis (s. cruralis), aus dem zwei Hauptstämme resultieren, ein ventraler N. femoralis anterior (s. N. cruralis), der außer dem starken Ast des VIII. noch einen schwächeren des IX. aufnimmt, und ein dorsaler N. femoralis posterior (s. ischiadicus), welcher vom Rest des IX. und der Hauptmasse des X. gebildet wird. Der N. cruralis begibt sich in mehrere Äste geteilt zwischen die Muskeln des Oberschenkels, während ein starker Zweig, der N. cutaneus femoris lateralis, unter der Haut endet. Der N. ischiadicus verläuft durch den Oberschenkel, an dessen Muskeln er einige kleinere Ästchen abgibt. Kurz vor dem Eintritt in den Unterschenkel gabelt er sich in den N. tibialis für die Wadenseite und die Fußsohle, und den N. peroneus für die Streckseite des Unterschenkels und den Fußrücken. Der X. und XI. bilden den Plexus ischio-coccygeus, an dem sich aber auch der N. ischiadicus und einige vom sympathischen Nervensystem kommende Rami communicantes beteiligen. Wenn der seltene Fall vorliegt, daß ein N. spin. XII. vorhanden ist, so verbindet sich dieser ganz mit dem XI. und beteiligt sich auf diese Weise ebenfalls an der Plexusbildung. Aus dem letzten Plexus gehen eine Anzahl kleinerer Nerven hervor, welche die Muskeln des Enddarms, der Harnblase usw. innervieren. — Bei den drei Plexusbildungen kommen nicht allzu selten Variationen vor, welche auch darauf hindeuten, daß das Rückenmark jene erwähnte Tendenz zum Vorrücken hat.

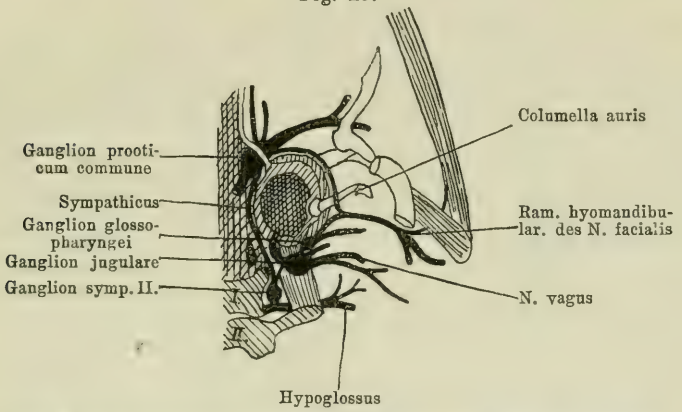
Die Gehirnnerven. Vom Gehirn entspringen elf paarige Nerven und der bereits erwähnte unpaare N. parietalis. Die meisten dieser Nerven zeigen dasselbe Verhalten zum Gehirn, wie die Nn. spinales zum Rückenmark; sie besitzen motorische und sensible Wurzeln, welch letztere mit Ganglien in Verbindung stehen. Dagegen sind die Nerven, welche nach den großen Sinnesorganen des Kopfes gehen, rein sensibel. Über Namen, Qualität, Ursprungsverhältnisse ihrer Wurzeln, Ganglien, Austrittsstellen aus Gehirn und Schädelkapsel, sowie das Innervationsgebiet der paarigen Gehirnnerven gibt folgende Tabelle Auskunft:

Nervus	Qualität	Ursprungszellen, Kerne	Ganglion	Austrittsstelle aus dem Gehirn	Austrittsstelle aus der Schädelkapsel	Innervierungsgebiet
I. olfactorius	sens.	1. Radix anterior, 2. Rad. posterior } in den Riechzellen	—	basale Partie d. Lobus olfactor. kleine Anschwellung auf dem lateral. Abschnitt der Fovea limbica	Foramen olfactorium	Geruchsschleimhaut
II. opticus	sens.	1. in d. Retina 2. im Mittelhirn (teilw. im Zwischenhirn	—	vom Mittelhirndach der Tractus opticus bis z. Chiasma, dann Opticus	Foramen opticum	Retina
III. oculomotorius	mot.	im Mittelhirn	—	Ventralfläche des Pedunculus cerebri	For. pro N. oculomotorio	M. rectus superior, inferior, medialis M. obliquus inferior
IV. trochlearis	mot.	im Isthmus rhombencephali	—	dorsal, aus dem Velum medullare anterius	For. pro N. trochlearis	M. obliquus superior
V. trigeminus	gemischt	1. Rad. motoria in d. Med. oblong. 2. Rad. sensibil. im Gangl. Gasseri 3. Rad. mesencephalica im Mittelhirndach	prooticum commune: trigemini s. Gasseri	lateraler Umfang der Regio subcerebellaris	For. pro N. V, VI u. VII	Kopfhaut, oberes u. unteres Lid, Nasenhöhlen, M. masseter, Haut des Unterkiefers
VI. abducens	mot.	im Mittelhirn		Ventralfläche der Medulla oblong. nahe der Mittellinie, caudal v. d. Austrittsstelle d. N. VIII.		M. rectus lateralis M. retractor bulbi
VII. facialis	gemischt	1. Rad. motoria in der Medulla oblong. 2. Rad. sensibilis im Gangl. geniculi	geniculi	vereinigt aus d. Seitenteilen d. Medulla oblongata		M. depressor mandibulae, M. subhyoideus, Mundschleimhaut, Haut hinter dem Trommelfell
VIII. acusticus	sens.	1. Rad. dorsalis im Gangl. acusticum posterius 2. Rad. ventralis im Gangl. acusticum anterius	acusticum posterius acusticum anterius		For. acusticum posterius For. acusticum anterius	Labyrinthorgan
IX. glossopharyngeus X. vagus XI. accessorius	gemischt	1. 2. Mot. Wurzeln in d. Med. oblong. 3. Sensible Wurzeln im Gangl. jugulare 4. Rad. motor. im Cervicalmark	jugulare	Seitenteil der Medulla oblongata	Foramen jugulare	Zunge und Mundhöhle Haut in der Schulterregion, Schlundhöhle, Kehlkopf, Lunge, Herz, Magen M. cucullaris

(XII. hypoglossus ist ventraler Ast des Nervus spinalis II.)

Über die wichtigsten Ganglien und Hauptverzweigungen der Gehirnnerven sei hier noch folgendes angedeutet. Das Ganglion prooticum commune ist ein ziemlich großes gelb gefärbtes Knötchen, das noch innerhalb der Schädelhöhle zwischen Labyrinth- und Orbitalregion liegt (Fig. 19). Es ist ein Verschmelzungsprodukt aus dem Ganglion Gasseri des Trigeminus und dem Ganglion geniculi des Facialis, wie die Ontogenese des Frosches lehrt, denn beim jungen Tier finden sich beide Ganglien noch getrennt vor. Bei der Ganglienbildung wirken außer den genannten Nerven auch noch der N. abducens und das sympathische Nervensystem mit. In das Ganglion jugulare, welches außerhalb der Schädelkapsel dicht neben deren Occipitale laterale liegt, treten die vier Wurzeln der Vagusgruppe und ebenfalls ein Ast des sympathischen Nervensystems. Der N. oculomotorius teilt sich, sobald er die Schädelwand durchbrochen hat, in der Orbita in zwei

Fig. 19.



Die wichtigsten Gehirnganglien des Frosches, von der Dorsalseite freigelegt (n. Gaupp).

Äste, deren oberer den M. rectus superior innerviert, während der untere dicht hinter der Gabelungsstelle zum Ganglion ciliare anschwillt, hinter welchem er eine Strecke weiter verläuft, um dann den M. rectus inferior, medialis und den M. obliquus inferior zu versorgen. Der N. trigeminus verläßt das Ganglion prooticum commune in zwei Ästen; der eine, der fast rein sensible Ramus ophthalmicus, innerviert die Haut über den Stirnbeinen, die des oberen Lids und der Gegend der Nasenhöhlen sowie die Nasenschleimhaut (natürlich ist er nicht der Geruchsnerv). Der andere, der Ramus mandibularis, gabelt sich nochmals in zwei Hauptzweige, deren oberer das untere Lid, die Haut vor und unter dem Trommelfell, die Haut des Oberkiefers versorgt, während der untere nach Innervierung der beiden Massetermuskeln sich auf den Unterkiefer begibt und an dessen Hautrand, sowie an die Haut des Mundhöhlenbodens Zweige abgibt. Der N. facialis

teilt sich gleich nach dem Verlassen des Ganglion geniculi in zwei Äste, welche als Ramus palatinus und Ramus hyomandibularis die Mundschleimhaut, den hinter dem Trommelfell gelegenen Teil der Kopfhaut, den M. depressor mandibulae und den M. subhyoideus versorgen. Aus der ins Ganglion jugulare eingetretenen Vagusgruppe gehen hervor: der N. glossopharyngeus, der durch einen Ast mit dem N. facialis kommuniziert und gleich nach dem Austritt aus dem genannten Ganglion ein eignes, das Ganglion glossopharyngei bildet. Er innerviert die Zunge und Mundhöhle. Der N. vagus hat wohl das größte Gebiet von allen Gehirnnerven, so daß er sich in zahlreiche Äste teilt. Er versorgt die Haut der Schultergegend, die Rachenschleimhaut, die Kehlkopfmuskeln, vor allem aber Schlund, Magen, Herz und Lunge. Der N. accessorius versorgt den M. cucullaris. Er verläßt öfters das Ganglion jugulare nicht selbständig, so daß man ihn als einen Ast des N. vagus auffassen könnte.

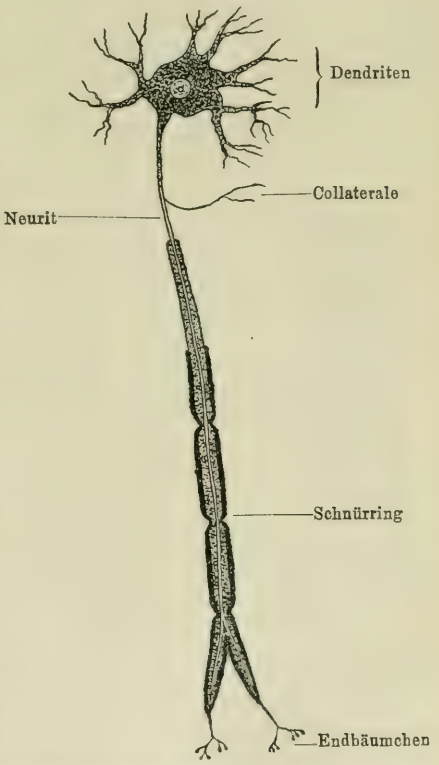
c) Das sympathische Nervensystem.

Das sympathische Nervensystem bildet ein System von Ganglienanschwellungen und Nervensträngen neben den bisher besprochenen, mit denen es jedoch durch zahlreiche Äste in Verbindung steht. Es ist das eigentliche Darmnervensystem, dessen Innervierungsgebiet sich aber nicht nur über den ganzen Darm mit seinen Anhängen, sondern auch über die Blutgefäße, Exkretions- und Geschlechtsorgane erstreckt. Man kann im allgemeinen sagen, daß die Äste des Sympathicus alle diejenigen Organe versorgen, die dem Willen nicht unterworfen sind. Der auffallendste Teil des sympathischen Nervensystems sind die beiden Grenzstränge, welche rechts und links unter der Wirbelsäule durch den ganzen Rumpf des Frosches verlaufen. Jeder Grenzstrang zeigt eine Anzahl von Ganglienanschwellungen, die durch die Rami intergangliares untereinander in Verbindung stehen. Von den einzelnen Ganglien gehen ein oder mehrere Rami communicantes zu den Spinalnerven. Wir lernten solche schon als ventrale kurze Äste der Rückenmarksnerven kennen. Von N. spin. II bis X sind die sympathischen Ganglien streng metamer geordnet, so daß jedem N. spin. eines von ihnen entspricht und deshalb die Nummer jenes Nerven erhält. Von vorn her münden in das erste Sympathicus-Ganglion zwei feine Nerven, von denen einer aus dem Ganglion prooticum commune, der andere aus dem Ganglion jugulare kommt. Auf diese Weise ist eine Verbindung auch mit dem Kopfnervensystem hergestellt, deren Folge ist, daß einzelne der Gehirnnerven Elemente des Sympathicus beigemischt erhalten. In dem Grenzstrang fällt durch seine Größe das Ganglion sympathicum VI auf, welches einem großen vom Herzen kommenden Blutgefäß, der Aorta descendens. dort anliegt, wo dasselbe einen starken, Darm, Magen, Leber, Pankreas und Milz versorgenden Ast abgibt. Seitlich von diesem Ast verlaufen kräftige Teile des Sympathicus, die Nn. splanchnici, welche sich entsprechend den Ästen des Blutgefäßes auf die Eingeweide verzweigen. Die Nn. splanchnici gehen vom Grenzstrang zwischen dem IV. und VII. Ganglion ab, und es

treten die der rechten Seite in Verbindung mit denen der linken, so daß hier eine Art Plexus entsteht, der dem Ganglion solare höherer Wirbeltiere entspricht.

Die Elemente des Nervensystems sind — wie bei allen Organen des tierischen Körpers — Zellen und deren Ausläufer. Die meisten dieser Nervenzellen, Ganglienzellen liegen in dem zentralen Nervensystem; aber auch im Verlaufe der einzelnen Nerven können sie auftreten, wo sie dann meist zu Ganglien, die wir ja als Verdickungen in einem Nerven kennen gelernt haben, angehäuft sind; endlich finden sie sich noch im Zusammenhange mit den Sinnesorganen als Sinnesnervenzellen und als Sinnesepithelzellen. Da die letzteren je nach dem Organ, dem sie angehören, verschieden gebaut sind und zugleich den wesentlichsten Teil desselben ausmachen, so werden wir sie erst bei den einzelnen Sinnesorganen besprechen. Die folgende Beschreibung bezieht sich also nur auf die Elemente der nervösen Zentralorgane und der peripheren Nerven.

Fig. 20.



Schema einer Nervenzelle (n. Stöhr aus K. C. Schneider). Die Myelinscheide des Neurits punktiert, die Schwannsche Scheide schwarz.

Unter den Ganglienzellen finden wir bald bläschenförmig abgerundete mit nur einem oder zwei Fortsätzen, bald solche, deren Körper nach allen Seiten pseudopodienartig ausgezogen erscheint, so daß man unipolare, bipolare und multipolare unterscheiden kann, welche alle mit einem Kern versehen sind. Gewöhnlich zeichnet sich ein Fortsatz der Zelle durch seine Länge aus; man nennt ihn den Achsenzylinder (Axōn), der seitlich meist senkrecht von ihm abgehende kleinere Fortsätze, die Collateralen (Paraxone) entsenden kann. Die übrigen von den multipolaren Ganglienzellen ausgehenden baumförmig verästelten Zweige sind die Dendriten zum Unterschied von dem Achsenzylinder, den man hier auch Neurit nennt. Bei entsprechender Behandlung mit Reagentien und unter sehr starker Vergrößerung sieht man in dem Achsenzylinder eine Anzahl feinster Fäden, die Neurofibrillen verlaufen, die sich

in der Nervenzelle nach den Dendriten verteilen, wo sie sich wieder unter ähnliche Fasern mischen, die aber nur von Dendriten zu Dendriten ziehen. Da diese letzterwähnten Fibrillen den Körper der Ganglienzellen ebenfalls durchsetzen, so kommt in diesem ein Flechtwerk zustande, welches oft ganz bezeichnend mit dem Schienennetz eines Rangierbahnhofes verglichen worden ist (Fig. 20).

Innerhalb des Zentralnervensystems verlaufen die Achsenzylinder meist als einfache Bündel von Neurofibrillen, in den Nerven aber, welche aus Achsenzylindern zusammengesetzt sind, werden sie von einer oder zwei Hüllen umgeben, nämlich von der äußeren Schwann'schen Scheide (Neurilemma) und meist noch von der inneren Markscheide (Myelinscheide), die wegen ihrer starken Schwärzung durch Osmiumsäure leicht nachweisbar ist. Nach dem Vorkommen dieser Hüllen teilt man die Nervenfasern direkt ein in markhaltige (doppeltkonturierte) mit beiden Scheiden, und in marklose (einfach konturierte, Remak'sche), bei denen nur die Schwann'sche Scheide existiert. Die peripherischen Nerven des Frosches sind alle markhaltig, die des sympathischen Nervensystems dagegen marklos. Die Schwann'sche Scheide, die im Gehirn und Rückenmark fehlt, enthält vereinzelt Kerne und ist in bestimmten Abständen bis auf den Achsenzylinder eingeschnürt, so daß die Markscheide dadurch in einzelne zylinderförmige Stücke zerfällt. Man nennt diese Einschnitte Ranvier'sche Schnürringe (Fig. 20 u. 21). — An ihrem distalen Ende sind die dort wieder scheidenlos verlaufenden Achsenzylinder aufgelöst in die Endbäumchen (Endpinsel), welche sich an die zu innervierenden Muskeln, Drüsen usw. anlegen.

Fig. 21.

Ranvier'scher Schnürring v. Frosch (n. Bethe und Mönckeberg aus K. C. Schneider).

Die Ganglienzellen im Zentralnervensystem stehen untereinander durch ihre Ausläufer in Verbindung, wobei es noch fraglich ist, ob die Neurofibrillen zweier Zellen sich nur berühren, oder ineinander übergehen. Die Anhänger der Theorie, welche meint, daß jede Ganglienzelle eine isoliert dastehende Einheit sei, die nur sekundär in Berührung mit einer anderen solchen tritt, bezeichnen diese von der Zelle mit ihren sämtlichen Fortsätzen repräsentierte Einheit als Neuron. Nicht alle Nervenzellen senden ihre Neuriten in periphere Nerven. Viele liegen mit allen ihren Teilen ganz im Zentralorgan und bilden vermittels ihrer Ausläufer ein Verbindungsglied zwischen zwei anderen Ganglienzellen, so daß man sie Schaltzellen (Assoziationszellen) nennt.

Einen festen Halt bekommen die einzelnen Anhäufungen von Ganglienzellen durch sogenannte Glia- oder Stützzellen (Neuroglia), die überall reich verästelt zwischen jenen liegen. Sie sind ebenso wie das an manchen Stellen, z. B. in der Umgebung des Rückenmarkkanals auftretende Ependymgewebe, eine besondere Art von Bindegewebe.

Während es ganz ausgeschlossen ist, hier auf den höchst komplizierten histologischen Bau des Gehirns einzugehen (vergl. Edinger, Nervöse Zentralorgane und Gaupp, Anatomie des Frosches), soll wenigstens das Wichtigste über die Histologie des Rückenmarks und der von diesem entspringenden Wurzeln der Spinalnerven gesagt werden. Das mikroskopische Bild eines Querschnittes durch das Rückenmark (Fig. 14, S. 30) zeigt die graue Substanz aus einer großen Menge von Ganglienzellen und Nervenfasern, die weiße Substanz dagegen hauptsächlich aus markhaltigen Fasern zusammengesetzt, die in der Längsrichtung des Rückenmarks verlaufen, und zwischen denen zahlreiche Zellen regellos verstreut sind. Ein aus Ependymfasern gebildetes Septum und die ventrale Fissura mediana teilen die weiße Substanz in eine rechte und linke Hälfte. Die vorderen und hinteren Hörner der grauen Substanz scheiden die longitudinal verlaufenden markhaltigen Fasern der weißen Substanz in drei Stränge, einen Funiculus dorsalis, lateralis und medialis. Über und unter dem Zentralkanal sind die Fasern und Zellen der beiden Rückenmarkshälften durch eine Commissura dorsalis resp. ventralis, die Fasern der Ventralstränge der weißen Substanz außerdem noch durch die Commissura ventralis alba miteinander verknüpft. In den vorderen Hörnern der grauen Substanz liegen Ganglienzellen, von welchen die Fasern der ventralen, motorischen Wurzeln der Spinalnerven ausgehen; sie bilden dort die sogenannten „Kerne“ jener Wurzeln. Die Fasern der dorsalen, sensiblen Wurzeln dagegen dringen etwas dorsal von den hinteren Hörnern in die weiße Substanz ein. Sie enthalten, wie ja alle Nerven, Achsenzylinder, welche sich, sobald sie das Rückenmark erreicht haben, in zwei Äste gabeln, von denen der eine in der weißen Substanz rostral, der andere caudal verläuft, indem sie hier und da die erwähnten kurzen Seitenäste, die Collateralen in die graue Substanz entsenden, in welcher sie auch selbst unter Aufteilung in viele feine Zweige enden. Die Zellen, von welchen die Achsenzylinder der dorsalen Wurzeln ausgehen, bilden die Spinalganglien. Sie haben alle die Eigentümlichkeit, daß von ihnen nur ein einziger Fortsatz entspringt, der sich teilt und den einen Ast in jene Wurzel schickt, den anderen dagegen in den aus der Vereinigung mit den Fasern der ventralen Wurzel resultierenden Spinalnerven gemischter Qualität.

Im sympathischen Nervensystem verlaufen sowohl eigne (autochthone) Fasern desselben, die, wie wir sahen, alle marklos sind und aus Ganglienzellen dieses Systems selbst stammen, als auch sensible und motorische Fasern des Cerebrospinalnervensystems. Die autochthonen Fasern des sympathischen Nervensystems sind niemals sensibel, sondern stellen die motorischen Eingeweidefasern II. Ordnung dar, im Gegensatz zu denen I. Ordnung, welche durch die motorischen Beimischungen des Cerebrospinalnervensystems gebildet werden. Die Fasern des Sympathicus innervieren entweder selbständig ihre Endgebiete, oder treten in sie durch Vermittelung cerebrospinaler Nerven ein. Häufig sind in die Plexus der Sympathicusäste oder in den Verlauf einzelner Gehirnnerven sympathische Ganglienzellen eingeschaltet, die sich von den übrigen Nervenzellen dadurch

unterscheiden, daß sie nur einen einzigen, geraden Fortsatz haben, der von einer Spiralfaser umwunden ist.

d) Die Sinnesorgane.

Die Sinnesorgane werden nach ihrer Funktion eingeteilt in: Organe des Hautsinnes (hauptsächlich Tastorgane, vielleicht auch Geschmacksorgane), Geruchsorgane, Gehörorgane, eng mit ihnen verknüpft die statischen Organe (hier unter dem Namen Labyrinthorgane zusammengefaßt), und Sehorgane. Sie dienen dazu, Reize, welche sie treffen, dem an sie herantretenden sensiblen Teile des peripherischen Nervensystems und damit auch dem Zentralnervensystem zu übermitteln. Die Elemente, mit welchen sie diese Reize aufnehmen, zeigen im Prinzip alle den gleichen Bau, wenn sie auch je nach dem Organ, dem sie angehören, verschieden sind. Wir haben es immer mit Sinneszellen zu tun, welche in den Sinnesorganen epithelartig angeordnet sind und an ihrem distalen Ende die eigentlich perzipierenden Gebilde in Form von starren Stäbchen oder beweglichen Protoplasmawimpern tragen, während an ihr proximales Ende ein feiner Zweig des Nerven tritt. Nur in der Haut kommen neben den Sinneszellen auch freie Nervenendigungen vor, die auch ohne Vermittelung jener Reize aufzunehmen scheinen.

Die Organe des Hautsinnes (Tastsinnes, Temperatursinnes, Geschmackssinnes).

In der Epidermis der Froschhaut finden sich überall fein verzweigte Nerven, die dort frei mit einem sogenannten „Endknöpfchen“ zwischen den Epidermiszellen als letzte Ausläufer von Spinalnerven endigen. Zwar stehen viele von ihnen mit verästelten Zellen im Corium in Verbindung, doch scheinen diese nur Scheidenzellen zu sein; wohl nicht sind sie, wie man auch behauptet hat, Sinnesnervenzellen.

Auf der Oberseite des Körpers und an den Fußsohlen existieren kleine dunkle Flecke in der Haut, die als Tastflecke aufgefaßt worden sind, da in ihnen Nerven endigen. Die Sinneszellen liegen in Haufen im Corium, doch so, daß sie durch Bindegewebe voneinander getrennt werden. Eine Ähnlichkeit mit diesen Tastflecken haben die ebenfalls mit Nerven in Verbindung stehenden Brunstwarzen, die beim weiblichen Frosch zur Zeit der Brunst auftreten. Ob alle diese Organe des Hautsinnes nur reine Tastempfindung, oder vielleicht auch Kälte- und Wärmeempfindung, oder ob einzelne von ihnen speziell für Temperaturempfindungen da sind, ist noch völlig unbekannt.

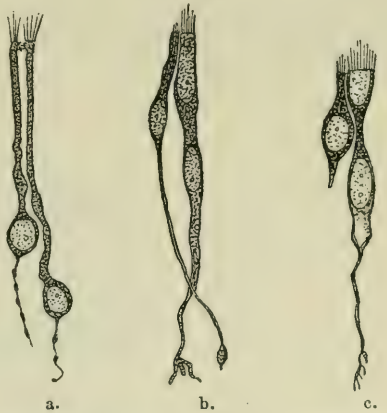
In der Schleimhaut der Mundhöhle und der Zunge des Frosches kommen Sinnesorgane vor, die man Endscheiben genannt hat. Manche Autoren sehen in ihnen Geschmacksorgane, doch scheint es richtiger, auch sie als Tastorgane aufzufassen. Sie werden innerviert vom N. glossopharyngeus und N. facialis. Wir haben es bei ihnen mit plattenförmigen Epithelien zu tun, die sogar auf besonderen Erhebungen, Papillen der Haut stehen können. Die Nerven enden frei oder mit Endplatten zwischen den verschiedenartigen Zellen, welche die Endscheiben sonst noch aufbauen.

Schließlich seien hier noch die freien Nervenendigungen in den inneren Organen des Frosches erwähnt, wie sie sich am Herzen, an der Lunge, an der Harnblase, in den Muskeln und Sehnen finden und, soweit sie nicht motorischer Natur sind, wahrscheinlich als eine Art innerer Tastorgane die jeweiligen Zustände dieser Organe, wie Gefüllt- oder Leersein, Gespannt- oder Schlaffsein usw., dem Gesamtnervensystem übermitteln.

Das Geruchsorgan. Das Epithel, welches beim Geruchsorgan die Reize aufnimmt, ist die Riechschleimhaut der Nasenhöhle. Es setzt sich zusammen aus den eigentlichen Riechzellen, den Stützzellen und den Basalzellen.

Die Riechzellen haben eine verschiedene Länge, reichen aber immer bis an den äußeren Rand des Epithels; sie besitzen einen deutlichen Kern und tragen an ihrem äußeren Ende ein Büschel von feinen Härchen. Ihr anderes Ende ist in einen feinen Fortsatz ausgezogen, der in eine Faser des hier vielfach verzweigten N. olfactorius übergeht. Man hat die Riechzellen nach ihrer Form in Schultzesche Riechzellen, Riechstäbchen und Riechzapfen eingeteilt (Fig. 22).

Fig. 22.



Nervöse Elemente aus der Riechschleimhaut des Frosches (n. Dogiel aus Gaupp.)

a. Zwei Schultzesche Riechzellen mit Riechhärchen.
b. Stützzelle mit etwas collabiertem, schleimigem äußeren Fortsatz (rechts) und anliegendem Riechstäbchen (links).
c. Etwas collabierte Stützzelle (rechts) mit anliegendem Riechzapfen (links).

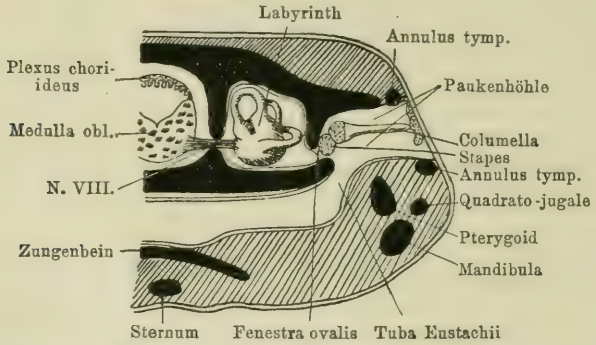
Die Stützzellen reichen vom äußeren bis zum inneren Rande des Epithels und tragen auf ihrer Außenfläche Wimperbüschel, die länger sind als die Härchen der Riechzellen. Sie sind Schleimzellen, sezernieren also einen Schleim in die Nasenhöhle, welcher diese immer feucht erhält.

Die Basalzellen, welche die Form flacher Sterne haben, liegen in der Tiefe des Epithels auf dem darunter verstreichenden Bindegewebe.

Das Labyrinthorgan. Das Labyrinthorgan umfaßt eigentlich zwei Sinnesorgane, nämlich das Gehörorgan und das Gleichgewichts- oder Raumorientierungsorgan (statisches Organ). Es liegt in der vom Occipitale laterale und Prooticum gebildeten Ohrkapsel, der nach ihm benannten Labyrinthregion (Fig. 23). Diese Ohrkapsel, das knöcherne Labyrinth, steht durch eine Öffnung, die Fenestra vestibuli, welche der Fenestra ovalis unseres Ohres entspricht, in Verbindung mit einem davor gelegenen Raum, der Paukenhöhle (Cavum tympani), die von der Außenwelt durch das Trommelfell (Tympanum) abgeschlossen ist. Das Tympanum wird in Spannung gehalten durch einen kreisförmigen Skelettring, den Annulus tympanicus. Von dem Trommelfell zieht das erwähnte Hörknöchelchen, die Columella

auris, durch die Paukenhöhle und verschließt mit seinem hinteren Teile die Fenestra vestibuli. Die Columella selbst besteht aus einem dünnen Stäbchen, dem Plektrum, und einem hinteren Teile, dem Operculum, das unserem Steigbügel, Stapes, entspricht. Die Schallwellen, welche das Trommelfell treffen, bewegen mit diesem zugleich das Hörknöchelchen, das dann die Erschütterungen durch die Fenestra vestibuli dem Gehörorgan, welches in dem häutigen Labyrinth enthalten ist, übermittelt. Dieses letztere ist ein kompliziertes bläschenförmiges Gebilde, das in der Ohrkapsel, dem knöchernen Labyrinth, gelegen ist und in dessen Wänden an acht verschiedenen Stellen der Gehörnerv endet. Wir können an dem häutigen Labyrinth (Fig. 24) im wesentlichen zwei Teile unterscheiden, den größeren Utriculus und den kleineren Sacculus, die beide miteinander kommunizieren. Am Utriculus finden sich die drei Bogengänge (halbzirkelförmigen

Fig. 23.



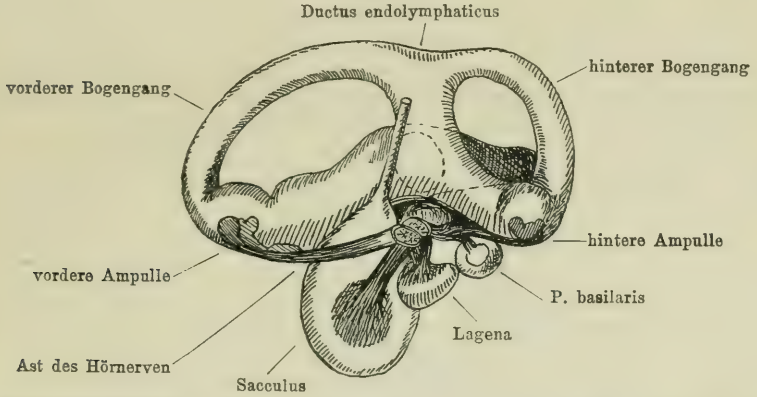
Schemat. Querschnitt durch den Kopf des Frosches, um den Zusammenhang der einzelnen Teile des Labyrinthorgans zu zeigen (n. Parker u. Haswell).

Kanäle), deren Ebenen ungefähr senkrecht aufeinander stehen, so daß wir je einen vorderen und hinteren vertikalen und einen seitlichen (äußeren) horizontalen Bogengang unterscheiden können. Die Ebene des vorderen Bogenganges liegt nicht genau parallel zur Längsachse des Kopfes, sondern bildet mit ihr einen nach vorn offenen Winkel von ungefähr 45°, woraus dann die Anordnung der übrigen Bögen von selbst folgt. An seiner Einmündung in den Utriculus ist jeder Bogengang bläschenförmig erweitert zu einer Ampulle. Auch der Sacculus hat einige blindsackartige Erweiterungen, die Lagena, die Pars basilaris, die Pars neglecta und das Tegmentum vasculosum. Ein feiner Kanal, der Ductus endolymphaticus, verläuft von ihm aus bis in die Schädelhöhle, wo er in den Saccus endolymphaticus mündet, dessen Ausläufer den Wirbelkanal durchziehen und in den Kalksäckchen rechts und links von der Wirbelsäule enden. Alle Teile des häutigen Labyrinths sind angefüllt mit einer Flüssigkeit, der Endo-

lymphe, außen sind sie umspült von der Perilymphe, welche sich zwischen dem häutigen und dem knöchernen Labyrinth befindet.

Der N. acusticus endigt in den drei Cristae acusticae der Ampullen, sowie an fünf anderen Stellen des Utriculus, des Sacculus, der Lagena, der Pars neglecta und der Pars basilaris. Wegen ihres besonderen Baues werden drei von diesen unter dem Namen Otolithenapparat zusammengefaßt. Dem Sinnesepithel ist nämlich bei ihnen eine Membran aufgelagert, in und über welcher zahlreiche Kalkkörnchen zu finden sind, welche Otolithen (Ohrsteine) oder besser Statolithen genannt werden. Aus der Übereinstimmung mit den gleichen Organen anderer Tiere, deren Funktion man besser kennt, und aus experimentellen Untersuchungen geht hervor, daß das eigentliche „Hörorgan" wahrscheinlich nur durch die Nerven-

Fig. 24.



Häutiges Labyrinth vom Wasserfrosch, von innen (n. Retzius). Der horizontale Bogengang ist verdeckt. Der Kanal, welcher vom Sacculus nach oben zieht, ist der Ductus endolymphaticus. Das darunter liegende Gebilde, zwischen vorderer und hinterer Ampulle ist der Utriculus. Zwischen diesem und dem Sacculus der durchschnittene Hörnerv.

endigungen in der Macula neglecta und in der Papilla basilaris repräsentiert wird, und daß die übrigen Sinnesepithelien zur Aufnahme der Reize dienen, welche durch die Veränderung der Lage im Raum hervorgerufen werden, und durch deren Übermittelung an die nervösen Zentralorgane zur Orientierung im Raum und zur Erhaltung des Körpergleichgewichts beitragen (daher statisches Organ), wenn auch bei ihnen nicht ausgeschlossen ist, daß wenigstens das eine oder das andere von ihnen mit an der Aufnahme von Schallreizen teilnimmt. Dabei ist die Anordnung der Bogengänge in den drei Dimensionen des Raumes von Bedeutung, denn bei jeder Bewegung des Kopfes wird die in ihnen enthaltene Endolymphe, die nach dem Gesetz der Trägheit (Beharrungsgesetz) ihre Lage im Raum beizubehalten sucht, in den Kanälen bewegt und übt dadurch einen Reiz auf

die Sinnesepithelien aus. Ebenso werden die Otolithen, welche durch die Schwerkraft nach unten gezogen werden, bei jeder Drehung des Kopfes auf eine andere Stelle ihrer nervösen Unterlage drücken; dabei ist bemerkenswert, daß auch die Otolithenapparate senkrecht zueinander liegen, und zwar sind, wie bei den Bogengängen, zwei vertikal, einer horizontal.

Betrachten wir nun noch kurz die Sinnesepithelien des Labyrinthorgans. Wir finden sie zusammengesetzt aus Sinneszellen und Stützzellen. Die Sinneszellen, sogenannte Haarzellen, tragen an ihrem äußeren Ende sehr lange feine Härchen, während an ihr anderes Ende der Nerv herantritt. Über den Haaren liegt meist noch eine cuticulaartige Deckmembran, die auf ihrer Unterseite mit einer Gallerte bedeckt ist, in welche die Hörhärchen hineinragen. Die Stützzellen erscheinen meist in lange Fäden ausgezogen. In dem Epithel kommen auch freie Nervenendigungen vor.

Im Anschluß an das Labyrinthorgan seien hier nochmals die Kalksäckchen erwähnt, in welchen die Spinalganglien liegen, und welche mit dem Innern des häutigen Labyrinths durch den Saccus und den Ductus endolymphaticus in Verbindung stehen. Ihre Bedeutung ist nicht ganz sicher. Vielleicht sind sie als Kalkreservoirs wichtig für den Knochenbau, die Stoffwechselvorgänge oder die Erzeugung der Geschlechtsprodukte.

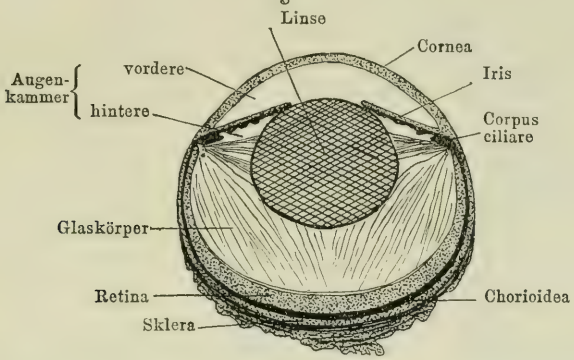
Die Sehorgane. Beim Frosch funktionieren als Sehorgane die beiden Augen; seiner ursprünglichen Bedeutung nach ist aber auch das Parietalorgan als ein rudimentäres Sehorgan aufzufassen.

Das Stirnorgan (Corpus epitheliale, Parietalorgan) liegt im Corium der Stirnhaut zwischen den beiden Augen, wo es als heller, etwas erhabener Fleck meist schon äußerlich sichtbar ist. Es verhält sich bei den einzelnen Froscharten verschieden; am deutlichsten ist der Stirnfleck beim Grasfrosch. Besonders anschaulich kann man sich das Vorhandensein des Stirnorgans machen, wenn man die abgelöste Haut des Kopfes straff ausgespannt gegen das Licht hält, wo es dann als helle Stelle sofort sichtbar wird. Das Parietalorgan des erwachsenen Frosches ist eine von Zellen völlig erfüllte Kapsel, während es bei jungen Tieren einen Hohlraum enthält. Da es in seiner Anlage ähnlichen Organen höherer Wirbeltiere, besonders der Reptilien entspricht, muß man es für ein rudimentäres Sehorgan halten, denn die Parietalorgane jener sind rückgebildete Sehorgane. Es tritt der beim Gehirn erwähnte N. parietalis an das Organ heran, und da dieser markhaltige Nervenfasern führt, könnte man meinen, daß es noch in irgend einer Weise funktioniert. Bestärkt wird diese Annahme durch die Befunde, die man in neuester Zeit an unserer gemeinen Eidechse und der Blindschleiche gemacht hat. Bei diesen sind nämlich alle Anzeichen dafür da, daß ihr Parietalauge funktioniert, wobei allerdings der Grad der Fähigkeit, Lichtreize zu perzipieren, noch unbekannt ist (Nowikoff. 1907).

Die Augen. Die Wände des annähernd kugeligen Augapfels (Bulbus oculi) bestehen aus mehreren Schichten (Fig. 25). Die äußerste ist die bindegewebige Sclera (Sclerotica), welche durch eingelagerten hyalinen Knorpel dem ganzen Augenbulbus einen festen Halt gewährt. Sie setzt

sich nach hinten, wo der Sehnerv ins Auge eintritt, als dessen Umhüllung (Tunica fibrosa) fort; vorn auf der nach außen gewandten Seite des Auges ist sie etwas stärker gewölbt und bildet die durchsichtige Cornea (Hornhaut). Unter der Sclera befindet sich die Chorioidea (Aderhaut), die reich an fein verästelten Blutgefäßen ist und durch eingelagertes Pigment schwarz erscheint. Auch sie setzt sich als eine unter der Tunica fibrosa gelegene Umhüllung des Augennervs bis zu dessen Eintritt ins Gehirn fort, wo sie in die primäre Gefäßhaut (Pia mater) des Zentralnervensystems übergeht. Unter der Cornea nimmt die Chorioidea einen anderen Charakter an; sie ist flacher gewölbt, so daß ein Zwischenraum zwischen ihr und der Hornhaut entsteht, und hat vorn unter der Mitte der Cornea eine ovale Öffnung, die Pupille. Dieser veränderte Teil der Aderhaut ist die Iris (Regenbogenhaut), die von außen gesehen auf schwarzem Grunde goldig glänzt. Durch Muskeln, die radiär und konzentrisch in ihr verlaufen, kann

Fig. 25.



Meridionalschnitt des Froschauges (n. Retzius aus Gaupp).

die Pupille erweitert oder verengt werden, wie die Öffnungen der nach ihr benannten Irisblenden unserer optischen Apparate. Um den Rand der Iris verläuft ein nach innen verdickter ringförmiger Teil der Chorioidea, das Corpus ciliare.

Der Augenbulbus wird innen ausgekleidet von der dritten Schicht, der Retina (Netzhaut), in welcher der N. opticus endet. Sie enthält die nervösen Endapparate und ist sehr kompliziert gebaut, wie wir nachher sehen werden. In ihren vorderen Teil reichen die Opticusfasern nicht, so daß sie dort nicht lichtempfindlich ist; sie überzieht vielmehr das Corpus ciliare und die Unterseite der Iris als mehr oder weniger deutliches Epithel. Natürlich hat auch sie einen der Pupillenöffnung entsprechenden Ausschnitt. Der Sehnerv durchbohrt sämtliche Hüllen des Auges und breitet seine Fasern auf der dem Lichte zugewandten Seite der Netzhaut aus. Die Stelle seines Eintritts liegt nicht genau auf dem Schnittpunkt der Augenachse mit der Bul-

buswand und wird, da sie unempfindlich gegen Licht ist, der blinde Fleck (Papilla nervi optici) genannt. Etwas dorsal von ihr liegt die Stelle des schärfsten Sehens (Area centralis retinae), welche der Macula lutea, dem gelben Fleck des Säuger-Auges entspricht.

Hinter der Sehöffnung befindet sich die beinahe kugelige Linse, welche nach dem Corpus ciliare verlaufende Fasern (Zonula ciliaris s. Zinnii) in ihrer Lage halten. Den Raum zwischen der Linse und der Retina füllt der Glaskörper (Corpus vitreum) aus. Zwischen Cornea und Iris liegt die vordere Augenkammer, zwischen Iris und Linse die hintere Augenkammer, beide angefüllt mit einer wässerigen Flüssigkeit. Alle die in der Längsachse hintereinander liegenden Teile des Auges stellen lichtbrechende Medien dar, welche die einfallenden Lichtstrahlen so ablenken, daß auf der im Augenhintergrund befindlichen Retina ein mehr oder weniger deutliches Bild entworfen wird. Ein scharfes Einstellen, etwa durch Veränderung des Linsenabstandes von der Netzhaut oder durch Veränderung des Krümmungsradius der Linse, also eine Akkommodation, scheint nicht möglich zu sein. Das Auge des Frosches ist auf dem Lande wahrscheinlich etwas kurzsichtig, im Wasser dagegen so weitsichtig, daß das Tier nur undeutliche Bilder sehen kann.

Fig. 26.

Schnitt durch die Retina des Wasserfrosches (n. W. Müller aus Gaupp).

Wenn wir uns nun die Retina auf einem Schnitt näher ansehen, so finden wir sie aufgebaut aus zwei Teilen, einem äußeren, der Chorioidea zugewandten, der dünn ist und viel Pigment enthält, dem Pigmentblatt (Tapetum), und einem inneren, der eigentlichen Netzhaut, die eine Anzahl von Schichten erkennen läßt (Fig. 26), die von der der Aderhaut zugewandten Seite angefangen folgende Benennungen haben:

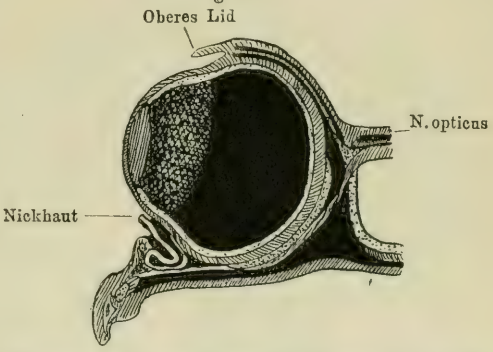
1. Stäbchen- oder Zapfenschicht,
2. äußere Grenzmembran,
3. äußere Körnerschicht,
4. äußere retikuläre Schicht,
5. innere Körnerschicht,
6. innere retikuläre Schicht,
7. Ganglienzellschicht,
8. Nervenfaserschicht,
9. innere Grenzmembran.

Die eigentlichen lichtperzipierenden Elemente haben wir in den Stäbchen und Zapfen zu sehen, welche also am weitesten von der Eintrittsstelle des Lichtes ins Auge entfernt sind, so daß die Lichtstrahlen erst sämtliche

Schichten der Netzhaut durchdringen müssen, ehe sie an dieselben gelangen (invertierter Augentypus). Sie sind die Fortsätze von Zellen, die etwas tiefer liegen und bis zur äußeren retikulären Schicht reichen können. Nach der Farbe der frischen Stäbchen unterscheidet man rote und grüne. Sie ragen bis in das Pigmentblatt der Retina hinein. Etwas kürzer als die Stäbchen sind die Zapfen.

Eine sehr ausführliche Darstellung der Einzelheiten in der Anordnung und dem Bau der Retina gibt Gaupp in seiner „Anatomie des Frosches", auf die hier verwiesen werden muß.

Fig. 27.



Schematischer transversaler Vertikalschnitt durch die Augengegend, um das Verhalten der zurückgeschlagenen Nickhaut zu zeigen (n. Gaupp).

Es seien an dieser Stelle noch einige Hilfsapparate des Auges erwähnt. Die Muskeln, welche den Augapfel bewegen, wurden bereits beschrieben. Die äußere Haut verläuft auch über das Auge als natürlich äußerst dünne durchsichtige Membran (Conjunctiva). Diese bildet oben und unten eine Falte, oben das unbewegliche Augenlid (oberes Lid), unten die Nickhaut, deren basaler Teil auch als unteres Lid bezeichnet wird. Die Nickhaut ist eine dünne, durchsichtige Membran, welche durch eine Sehne über das Auge geschlagen werden kann. Diese Sehne ist so eigenartig befestigt, daß sie in Funktion tritt, sobald der Augapfel gesenkt wird. Dagegen kann die geschlossene Nickhaut selbständig, auch ohne Bewegung des Augapfels herabgezogen werden durch einen Teil des M. levator bulbi, den M. depressor membranae nictitantis. In dem inneren der Nase zugewandten Winkel der Orbita liegt die Harder'sche Drüse, deren Sekret dazu dient, das Auge feucht zu erhalten und das Gleiten der Nickhaut auf dem Bulbus zu erleichtern. Ein auf dem unteren Lid mit zwei feinen Röhrchen beginnender Tränennasengang, der in die Nasenhöhle mündet, führt die abfließende Feuchtigkeit aus dem Auge hinweg.

Technische Bemerkung. Ein Übersichtsbild der wichtigsten Nerven erhält man nach Entfernung der Eingeweide von der Ventralseite her. Es liegen dann die langen ventralen Äste der Spinalnerven von ihrem Austritt aus dem Rückenmarkskanal offen zutage. Sie brauchen nur noch weiter zwischen die Muskeln verfolgt zu werden, am besten nach Einlegen des Präparats in 70- bis 80prozentigen Alkohol oder dreiprozentiges Formol. Die Gehirnnerven sind etwas schwieriger unter den harten Teilen des Schädels herauszupräparieren. Um das sympathische Nervensystem zu erhalten, empfiehlt es sich, die unter der Wirbelsäule verstreichenden Grenzstränge, welche rechts und links ein dort ebenfalls verlaufendes großes Blutgefäß (Aorta descendens) dicht begleiten, zuerst aufzusuchen und dann die sympathischen Nerven weiter nach vorn zu verfolgen.

So wird man ohne Schwierigkeiten auch die im Kopfe gelegenen Teile des Sympathikus und zugleich die großen Ganglien der Gehirnnerven finden. Alle diese Präparationen müssen unter Wasser oder Alkohol vorgenommen werden, in welcher Flüssigkeit die einzelnen Teile flottieren und so deutlich zur Anschauung gebracht werden können. — Das Gehirn und das Rückenmark legt man frei, nachdem man das Nervensystem durch Einlegen in vierprozentiges Formol gehärtet und den Schädel und die Wirbelsäule 24—48 Stunden in fünfprozentiger Salpetersäure entkalkt hat. An das Rückenmark gelangt man am leichtesten von der Ventralseite, indem man mit der flach angelegten Schere die Wirbelkörper entfernt. — Mikroskopische Präparate vom Nervensystem bedürfen meist einer sehr komplizierten Behandlung (vgl. Lee und Mayer).

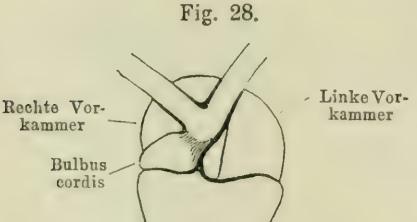
5. Das Zirkulationssystem.

An dem der Atmung und der Ernährung dienenden Zirkulationssystem des Frosches unterscheiden wir das Blutgefäßsystem mit dem Herzen, das Lymphgefäßsystem mit den Lymphherzen und das in jenen zirkulierende Blut, sowie die Lymphe mit ihren Bestandteilen.

a) Das Herz.

Wenn wir einem Frosch die muskulöse ventrale Körperwand aufschneiden, so finden wir hinter ihr einen Hohlraum, in welchem die Eingeweide des Tieres liegen. Dieser Hohlraum, die sekundäre Leibeshöhle (Pleuroperitonealhöhle, Coelom), ist ringsum ausgekleidet mit einem, wie wir bei der Ontogenie sehen werden, mesodermalen Epithel, dem Peritoneum (*περί* = herum, *τείνω* = ich spanne). Zerlegen wir dann den Schultergürtel etwa durch einen medianen Längsschnitt durch das Sternum in zwei Hälften und biegen diese auseinander, so erscheint darunter das auch beim getöteten Frosch oft noch schlagende Herz, doch nicht direkt, sondern im Innern eines häutigen Sackes, des Herzbeutels (Pericardium), der ein besonders abgetrennter Teil der sekundären Leibeshöhle ist.

Fig. 28.



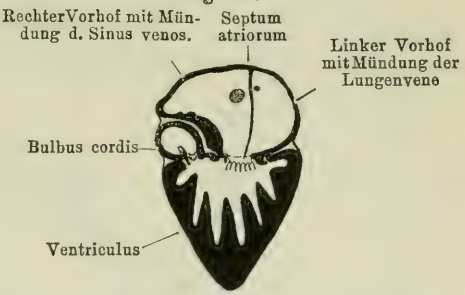
Das Herz des Frosches von der Ventralseite.

Öffnen wir das Pericardium, so können wir an dem nunmehr frei vor uns liegenden Herz dessen verschiedene Teile wahrnehmen (Fig. 28). Quer über das Herz zieht sich eine Furche, welche die hellrot erscheinende, caudal zugespitzte Herzkammer (Ventriculus) von einem dunkleren rostralen Abschnitt trennt. Dieser breite rostrale Teil wird gebildet von den beiden Vorkammern (Atrien) des Herzens, welche äußerlich durch eine seichte Längsfurche getrennt werden. Wir unterscheiden eine größere rechte Vorkammer (Atrium dextrum) und eine kleinere linke Vorkammer (Atrium

sinistrum), die von der Ventralseite gesehen natürlich vertauscht erscheinen. Über die rechte Vorkammer zieht von rechts unten aus dem Ventrikel kommend nach der Medianebene des Herzens der Bulbus cordis (bulbus = die Zwiebel), der rostral in den schon nicht mehr zum Herzen gerechneten Truncus arteriosus (truncus = Stamm, arteria = Blutgefäß) übergeht, welcher sich sogleich in zwei seitliche Äste gabelt. Heben wir das Herz bei der Spitze auf und sehen wir uns seine Rückseite, also die dorsale, an, so finden wir auf dieser liegend noch einen letzten Teil, den Sinus venosus, in welchen drei Blutgefäße münden, zwei von vorn, ein größeres von hinten.

Ein Frontalschnitt (horizontal durch die Mitte geführt) zeigt, wie sich jene äußerlich am Herzen auftretenden Abschnitte auch in seinem Innern wiederfinden (Fig. 29). Die Wände der Herzkammer sind stark muskulös und durch Scheidewände, die in rostraler Richtung in das Ventrikellumen vorspringen, noch verstärkt. Dagegen besitzen die beiden Vorkammern, welche durch eine Scheidewand, das Septum atriorum, so getrennt werden, daß das Lumen der rechten größer ist als das der linken, viel schwächere, aber auch muskulöse Wände. In der Hinterwand des rechten Atriums befindet sich eine runde, durch zwei faltige Klappen verschließbare Öffnung, durch welche der Sinus venosus mit jenem in Verbindung steht. In das linke Atrium mündet ein aus der Lunge kommendes Blutgefäß, so daß sich auch dort eine Öffnung in der Wand nachweisen läßt. Beide Vorkammern kommunizieren offen mit der Herzkammer; um aber zu verhindern, daß bei der Kontraktion des Ventrikels Blut aus diesem in die Vorkammern gelangt, ist der Zugang zu jenen verschließbar durch zwei breitere und zwei schmälere Klappen. Die zwei breiten stellen den Typus der Herzklappen überhaupt dar; solche sind meist taschenförmig (wie ein Schwalbennest) an der Wand befestigt und sitzen an zwei gegenüberliegenden Seiten des Herzlumens so, daß ihre Öffnungen dem Blutstrom, den sie stauen sollen, entgegensehen. In unserem Falle sind die Klappen also nach der Herzspitze zu geöffnet. Sie funktionieren nun in der Weise, daß das Blut, welches bei der Kontraktion des Ventrikels in die Vorkammern zurückfließen will, sich zuerst in den Taschen fängt, diese füllt und weitet, so daß sich die Ränder der beiden breiten Klappen in der Mitte des Herzlumens aneinander legen und so unter Mithilfe der beiden kleineren Klappen dem Blute den Durchtritt versperren. Dabei sind ihre Ränder je durch eine Anzahl binde-

Fig. 29.



Herz des Frosches durch einen Frontalschnitt geöffnet. Dorsale Hälfte von innen gesehen (n. Gaupp). Zwischen Kammer und Vorkammern die Klappen.

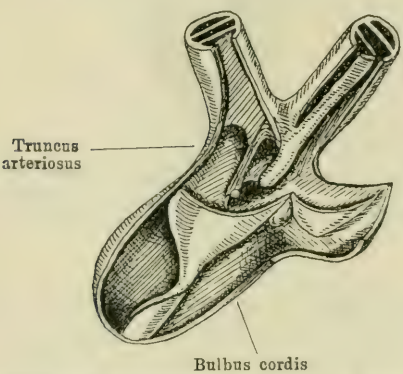
gewebiger dünner Bänder gestützt, die von ihnen nach der Herzwand ausgespannt sind. Wenn sich dann die Herzkammer entleert hat, und die Vorkammern sich kontrahieren, so kann das in diesen enthaltene Blut ohne Schwierigkeit in den Ventrikel gelangen, weil es die Klappen einfach an die Herzwände drückt. — An die Herzkammer schließt sich der Bulbus cordis, dessen Lumen durch ein Septum in zwei Hälften geteilt wird. An seinem rostralen Ende besitzt er drei taschenförmige Klappen von verschiedener Größe, die ihn gegen den Truncus arteriosus absperren können (Fig. 30).

b) Die Blutgefäße.

Bei den Blutgefäßen unterscheiden wir zwei Gruppen, je nachdem sie die Blutflüssigkeit vom Herzen wegleiten als Arterien, oder ob sie das Blut aus dem Körper zum Herzen zurückführen als Venen. Da die Arterien und die Venen in den peripheren Teilen durch feinste Äste, die Capillaren (capillus = das Haar), miteinander kommunizieren, so nennt man das Blutgefäßsystem ein geschlossenes; das Blut, welches vom Herzen ausgeht, und wieder zum Herzen zurückkehrt, beschreibt einen Kreislauf.

Die Arterien. Die Arterien entstammen in letzter Linie alle dem Truncus arteriosus. Wie wir schon sahen, gabelt sich dieser in zwei Hälften, deren jede sich abermals in drei Äste, die Aortenbögen spaltet, die wir nachher im einzelnen verfolgen wollen. Die Verteilung des aus dem Herzen kommenden Blutes auf die drei Paare von Aortenbögen beginnt schon in dem äußerlich einheitlichen Bulbus cordis vermittels dessen Septum und ist in dem paarigen Teil des Truncus bereits vollzogen. Jeder der beiden Truncusäste nämlich enthält im Innern zwei Scheidewände, welche derart in der Längsrichtung angeordnet sind, daß die von ihnen begrenzten drei Abschnitte des Lumens sich in die drei Aortenbögen fortsetzen (Fig. 30). Wir müssen später noch einmal auf diese ziemlich komplizierten Verhältnisse zurückkommen, wenn wir den Kreislauf im ganzen betrachten.

Fig. 30.



Inneres des Bulbus cordis und des Truncus arteriosus von der Ventralseite (n. Gaupp).

Der vorderste der drei Arterienbögen jeder Seite ist die Arteria carotis communis, die ein kurzes Stück dorsalwärts steigt, um sich dann in zwei Äste, die A. carotis interna und externa zu gabeln. Die zunächst in dorsaler Richtung weiter verlaufende A. carotis interna ist das Hauptblutgefäß für den Schädel und verzweigt sich dementsprechend in eine große Zahl von kleineren Gefäßen, von denen auch das Zentralnervensystem

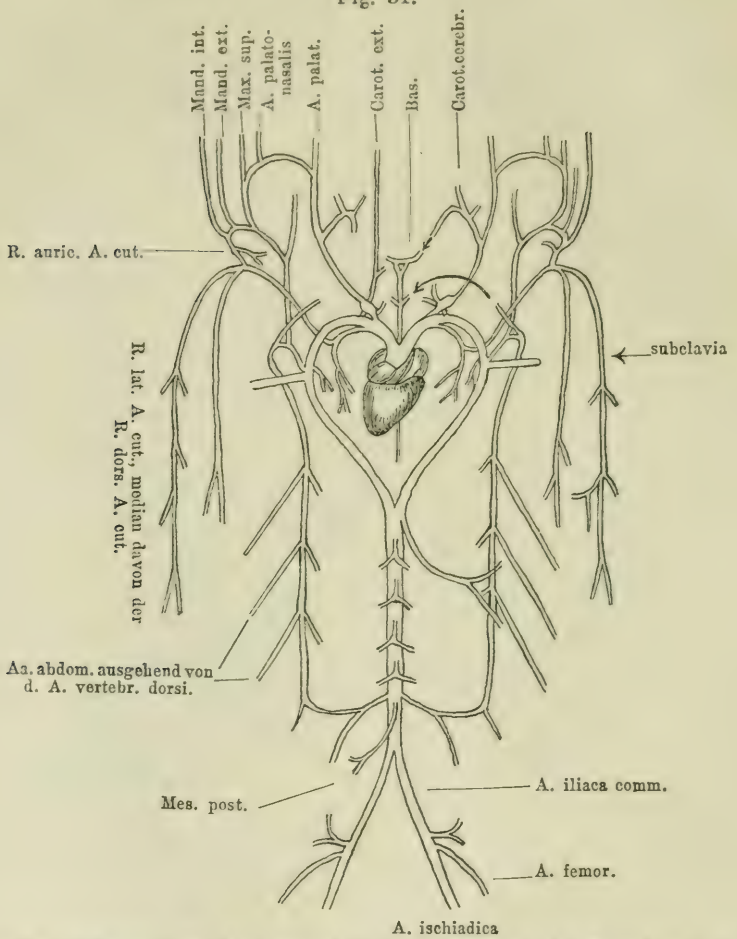
und die Augen mit Blut versehen werden. Die A. carotis externa verstreicht mehr horizontal nach vorn und versorgt die Teile des Mundhöhlenbodens mit ihren Ausläufern. An der Stelle, wo sich die A. carotis externa von der A. carotis interna abzweigt, ist letztere verdickt zu der Carotisdrüse (Glandula carotica).

Die mittleren Aortenbögen auf jeder Seite sind die stärksten. Sie ziehen zuerst dorsalwärts, biegen dann nach hinten um und vereinigen sich dicht unter der Wirbelsäule etwa in Höhe der Herzspitze zu der median verstreichenden Aorta abdominalis s. descendens. Vor der Vereinigung gibt jede von ihnen mehrere Äste ab, unter denen die Arteria subclavia der stärkste ist. Sie versorgt die vordere Extremität und heißt, sobald sie in den Arm eingetreten ist, A. brachialis. Ein anderer Ast sei hier noch genannt, die A. occipito-vertebralis, die sich gleich nach dem Verlassen des Aortenbogens teilt in einen nach dem Kopfe gehenden Zweig, der die Kaumuskeln und den Unterkiefer mit seinen Ausläufern versieht, und in einen über den Querfortsätzen der Wirbelsäule nach hinten verstreichenden Zweig, dessen Ausläufer die Kalksäckchen und die Bauchmuskeln versorgen, indem sie zu letzteren auf der Innenseite der Bauchwand etwa parallel den Nn. abdominales verlaufen. Der linke Aortenbogen steht mit dem rechten nur durch eine kleine Öffnung in Verbindung, in der Hauptsache läuft er von der Vereinigungsstelle beider ventralwärts als A. intestinalis communis, die somit als ein unpaarer Ast der Aorta descendens aufgefaßt werden kann. Sie teilt sich in die vordere A. coeliaca, welche Magen, Leber und Gallenblase versorgt, und in die A. mesenterica anterior, welche zum Darm und der Milz zieht. Dicht vor dem hinteren Ende der Aorta entspringt von dieser ebenfalls unpaar die zum Enddarm laufende A. mesenterica posterior. Zwischen den Abgangsstellen der beiden unpaaren Äste verlassen 4—6 Aa. urogenitales die Aorta, meist ein kurzes Stück unpaar, dann sich symmetrisch in je einen rechten und einen linken Zweig teilend. Sie verzweigen sich an den Nieren, den Keimdrüsen und den später zu erläuternden Fettkörpern. Feine Ästchen der Nierenarterien treten als Vasa afferentia in die bei der Niere zu erörternden Glomeruli derselben. An ihrem etwa in der Mitte des Steißbeins liegenden hinteren Ende teilt sich die Aorta descendens in zwei Äste, die Aa. iliacae communes. Diese geben in der Beckenregion ein paar kleine Zweige ab und begeben sich dann als Aa. ischiadicae in die hinteren Extremitäten, wo sie sich bis in die Zehenspitzen und Schwimmhäute verzweigen.

Das letzte Aortenbogenpaar endlich wird jederseits dargestellt durch die A. pulmo-cutanea, die nach kurzem dorsalen Verlauf sich in die A. pulmonalis und die A. cutanea magna gabelt. Die A. pulmonalis begibt sich zur Lunge, wo sie sich in ein überaus feines Netz von Kapillaren zerteilt; die A. cutanea magna gibt drei Äste ab, deren einer, der R. auricularis sich besonders in der Mundschleimhaut verzweigt, während die beiden andern große Gebiete der Haut des Rückens vaskularisieren,

und zwar verläuft der R. lateralis am Rande der Ventralseite, der R. dorsalis unter der Drüsenreihe des Rückens nach hinten.

Fig. 31.



Schematische Darstellung der hauptsächlichsten Arterien des Frosches (n. Gaupp). Die beiden mittleren Aortenbogen umfassen das Herz und vereinigen sich zu der Aorta descendens, von welcher die kleinen Aa. urogenitales entspringen. Unmittelbar vor dem Übergang in die Aorta descendens gibt der linke Aortenbogen die A. intestinalis communis ab. Innerhalb der beiden großen Aortenbögen die Aa. pulmonales, welche je eine A. cutanea abgeben, deren beide Äste auf der Figur bezeichnet sind.

Die Venen. Aus den durch die Aufzweigung der Arterien gebildeten Kapillaren sammeln die Venen das Blut wieder, indem sich zunächst kleinere

Zweige zu größeren vereinigen, die dann wieder zusammenführen, bis schließlich vier große Venenstämme resultieren, welche die Blutflüssigkeit in das Herz ergießen. Drei von ihnen münden in den Sinus venosus, einer in die linke Vorkammer. Dabei ist natürlich, daß zunächst die peripheren Teile der Venen das Bild der Arterien ungefähr wiederholen, dann aber gestaltet sich ihr Verlauf anders, indem oft mehrere Zweige, die bei dem Arteriensystem ein langes Stück getrennt verlaufen, hier gleich zu einem stärkeren vereinigt werden und umgekehrt. Vor allem ist das Venensystem dadurch ausgezeichnet, daß in seinem Verlauf an zwei Stellen ein sogenannter Pfortaderkreislauf auftritt, das heißt, Venenstämme, welche das in ihnen enthaltene Blut aus dem Kapillarnetz der Arterien zurückführen, verzweigen sich noch einmal und bilden abermals Kapillaren, aus denen sie sich wiederum, nun endgültig, sammeln und als starke Stämme zum Herzen ziehen. Wir finden einen solchen Pfortaderkreislauf in den Nieren und in der Leber.

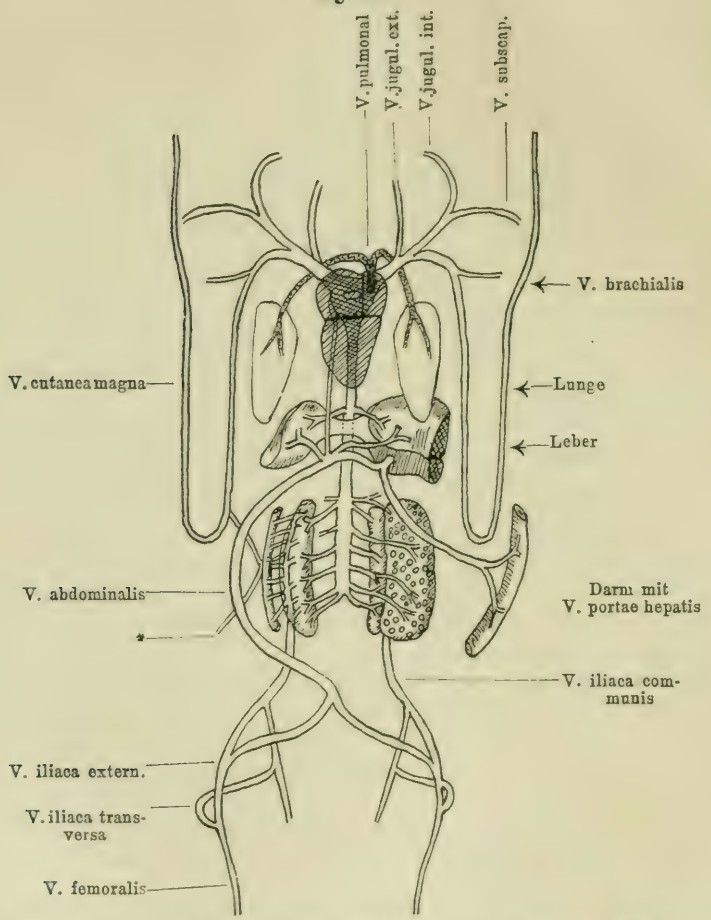
Das von dem Lungenast der A. pulmo-cutanea nach der Lunge geführte Blut wird auf jeder Seite von einer Vena pulmonalis zurückgebracht. Die beiden Lungenvenen vereinigen sich kurz vor dem Herzen zu einem einheitlichen Stamme, der schräg in die linke Vorkammer einmündet. Die Eintrittsstelle wurde bei der Beschreibung des Herzinnern bereits erwähnt. Obgleich sich keinerlei Klappen an der Öffnung jener Vene befinden, so wird ein Zurückfließen des Blutes aus dem Atrium eben durch die schräge Mündung des Gefäßes verhindert, indem nämlich der durch die Kontraktion der Vorkammer erzeugte Blutdruck dasselbe schließt, wobei ihm noch ein um das Ende der Vene ziehender Ringmuskel hilft.

Rechts und links mündet in den etwa dreieckigen Sinus venosus je eine Vena cava anterior (vordere Hohlvene), die durch das Zusammentreten dreier größerer Venen gebildet wird. Die eine davon ist die aus dem Kopf kommende V. jugularis externa, die mittlere die V. anonyma und die dritte die V. subclavia. Die V. anonyma selbst entsteht aus zwei Ästen, aus der vom Kopf, besonders von der Mundschleimhaut herkommenden V. jugularis interna und aus der V. subscapularis, welche einen großen Teil des Blutes aus der vorderen Extremität zurückführt. Die V. subclavia wird gebildet durch Zusammenfluß der V. brachialis, die den Rest des Armblutes bringt, und der V. cutanea magna, welche in der Hauptsache das von der gleichnamigen Arterie verteilte Blut sammelt und dementsprechend in der Rückenhaut verläuft.

Das gesamte Blut aus der hinteren Körperregion bringt die Vena cava posterior (hintere Hohlvene) in den Sinus venosus. Wir wollen bei den hinteren Extremitäten beginnend zusehen, wie dieses große Gefäß durch Zusammenfluß von kleinen Ästchen zustande kommt. Die V. femoralis sammelt das Blut aus Fuß, Unter- und Oberschenkel und gabelt sich beim Eintritt in die Beckenregion in einen starken Ast, den Ramus abdominalis, und einen schwächeren, die V. iliaca externa. Die Rami abdominales der rechten und linken Körperseite vereinigen sich in der Mediane zu der V. abdominalis, welche nach Aufnahme einer oder mehrerer kleiner

Venen der Harnblase und einer Vene von der Bauchwand unter der Linea alba des Bauches nach vorn verläuft, um sich dann in drei Äste zu gabeln, die in die Leber eintreten und dort an dem Pfortaderkreislauf teilnehmen.

Fig. 32.



Schematische Darstellung der Hauptvenenbahnen eines weiblichen Wasserfrosches. Ansicht von der Ventralseite (n. Gaupp). Zwischen den beiden Nieren die V. cava posterior. Darüber das Lebersystem.

In die V. iliaca externa mündet ein aus dem Oberschenkel kommendes Gefäß, die V. ischiadica, welche mit der V. femoralis durch die V. iliaca transversa kommuniziert. Der aus dem Zusammenfluß der V. iliaca externa und der V. femoralis resultierende stärkere Stamm ist die V. iliaca

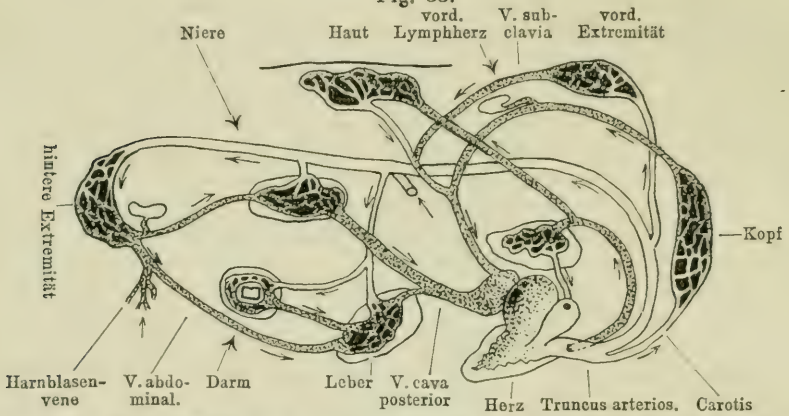
communis (oder V. portae renis = Nierenpfortader). Diese begibt sich nach dem äußeren Rande der Nieren und sendet von da medianwärts über die Dorsalseite der Niere sich mehrfach verzweigende Äste, die Vv. renales advehentes, von denen dann zahlreiche Kapillaren in die Niere eintreten. Ungefähr in der Mitte der Niere mündet in die Nierenpfortader eine Vene, welche von der dorsalen Wand der Leibeshöhle kommt und Blut vom Rücken und von einigen Bauchmuskeln bringt (Fig. 32 *—). Beim weiblichen Frosch kommen zu dieser noch Venen von den Eileitern. Die Kapillaren der Nierenpfortader bilden zusammen mit denen der Nierenarterien, die mit ihnen kommunizieren, den Nierenpfortaderkreislauf, aus welchem fünf bis sechs Vv. renales revehentes das Blut sammeln und in die V. cava posterior führen. Diese hintere Hohlvene verläuft ventral dicht unter der Aorta descendens geradlinig nach vorn; ihr hinteres Ende liegt etwas vor dem der Nieren. Sie nimmt außer den Vv. renales revehentes noch Venen auf, die von den Geschlechtsdrüsen und dem Fettkörper kommen, und weiter vorn in der Region der Leber drei das Blut aus deren Pfortaderkreislauf zurückführende Vv. hepaticae, von denen die beiden seitlichen stärker sind als die nur schwache mittlere. — Es erübrigt noch, die zuführenden Gefäße zum Pfortadersystem der Leber aufzuführen. Daß die V. abdominalis unter Aufteilung in drei Äste daran teilnimmt, wurde schon erwähnt; sie erhält noch Zufluß durch ein kleines Gefäß, das vom Bulbus cordis zu ihr kommt. Natürlich steht dieses nicht mit dem Herzinnern im Zusammenhang, sondern sammelt nur das von Arterien zur Versorgung der Herzmuskulatur herangeführte Blut. In den einen absteigenden Ast der V. abdominalis mündet die V. portae hepatis (= Leberpfortader), welche mit ihrem Endteile innerhalb der Bauchspeicheldrüse verläuft. Sie bringt das Blut vom Magen, Darm, der Milz und von der Bauchspeicheldrüse. Innerhalb der Leber wird wie bei der Niere ein Kapillarnetz gebildet, mit dem die Kapillaren der Leberarterien kommunizieren, und aus welchem die drei Lebervenen das Blut wieder der V. cava zuführen.

Zum besseren Verständnis müssen wir nun noch einmal den Kreislauf des Blutes im ganzen verfolgen. Bei der Betrachtung der Gefäße zeigt es sich, daß die einen von ihnen dunkleres Blut führen, als die andern, eine Erscheinung, die mit der physiologischen Bedeutung des Blutes zusammenhängt. Eine Hauptaufgabe desselben ist nämlich die Verbreitung des von den Atmungsorganen aufgenommenen Sauerstoffs in dem Körper. Das Blut, welches reich an Sauerstoff ist, hat eine hellere Farbe und wird arterielles genannt im Gegensatz zu dem sauerstoffarmen venösen. Die Blutzirkulation beim Frosch ist infolge der Anordnung der Gefäße eine derartige, daß wir einen respiratorischen oder kleinen Kreislauf von dem großen oder Körperkreislauf unterscheiden können. Allerdings ist die Trennung beider keine vollständige, wie wir gleich sehen werden. Als Respirationsorgane funktionieren nicht nur die Lungen, sondern auch große Teile der Körperhaut und der Mundschleimhaut.

Die hintere Hohlvene bringt rein venöses Blut aus der hinteren Körper-

region, nämlich aus den hinteren Extremitäten, den Nieren, der Leber, dem Darm in den Sinus venosus. (Fig. 33.) Die beiden vorderen Hohlvenen dagegen führen einerseits das im Kopf und den vorderen Extremitäten venös gewordene Blut, andererseits das von der Vena cutanea magna empfangene, in der Haut arteriell gewordene Blut zurück. Der Sinus venosus entleert seinen Inhalt in die rechte Vorkammer, die somit Blut gemischter Qualität erhält. Die Lungenvenen dagegen füllen die linke Vorkammer mit rein arteriellem Blut. Hier zeigt sich auch, daß die Bezeichnung „Arterien“ und „Venen“ eine rein topographische ist, die, wie bereits gesagt, nur davon abhängt, in welcher Richtung die Gefäße das Blut in Bezug auf

Fig. 33.



Schema der Hauptgefäßbahnen und ihrer Kapillar-Gebiete (linke Seite) des Frosches. Venöses Blut punktiert (n. Howes aus Gaupp). Das Kapillarnetz über dem Herzen stellt die Lunge dar.

das Herz leiten, nicht davon, ob das in ihnen enthaltene Blut arteriell oder venös ist.

Durch die Kontraktion der Atrien gelangt ihr Inhalt in die Herzkammer, und da deren Lumen durch die vorspringenden Scheidewände sehr beengt und in Fächer geteilt ist, so kommt es, daß das gemischte Blut aus der rechten Vorkammer auch hier von dem arteriellen der linken getrennt bleibt; nur auf dem schmalen Raum, in welchem beide Blutsorten aneinander stoßen, wird eine leichte Diffusion stattfinden. Dabei nimmt entsprechend dem Größenverhältnis der Vorkammern das Blut des rechten Atriums einen größeren Teil als nur die rechte Hälfte der Herzkammer ein.

Die Zusammenziehung des Ventrikels, die Systole, erfolgt in zwei zeitlich sukzessiven Phasen, indem sie von der etwas links gelegenen Herzspitze ausgeht. Dadurch wird zuerst das rechts befindliche gemischte Blut in den Bulbus gepreßt; zu allerletzt erst folgt das rein arterielle der linken Ventrikelseite. Die Anordnung der Bulbusscheidewand und der Abteilungen des Truncus arteriosus, die wir kennen lernten, ist nun eine derartige, daß

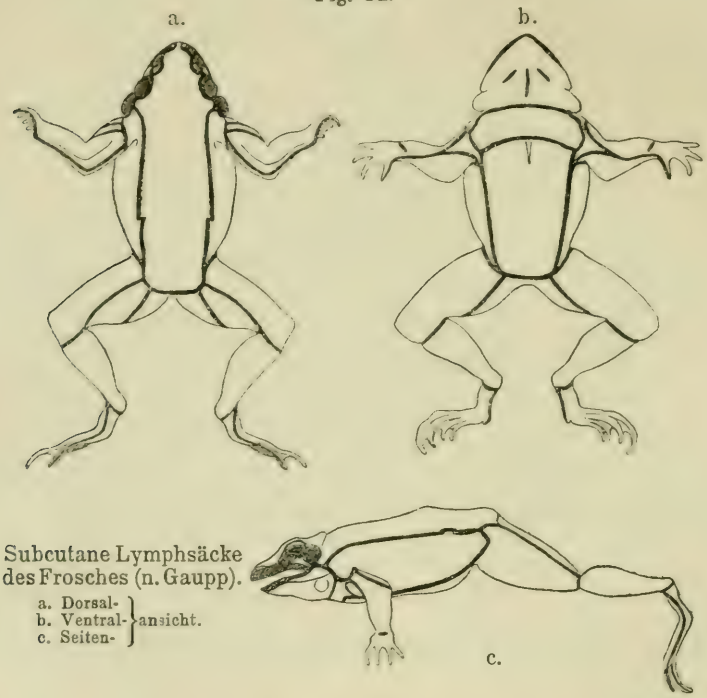
bei der ersten Phase beide durch dieses Septum geschiedenen Teile des Bulbuslumens mit dem gemischten Blut gefüllt werden, und dieses zuerst in die Aa. pulmo-cutaneae gelangt, so daß es den Respirationsorganen durch die Aa. pulmonales und die Aa. cutaneae magnae zugeführt werden kann. Zugleich wird dieser Teil des Blutes in die beiden Bögen der Aorta descendens getrieben und gelangt so in den Rumpf, die Extremitäten und die Eingeweide des Tieres. Dabei scheint sogar die Einrichtung getroffen zu sein, daß der linke Aortenbogen, der ja vor allem den Darm mit seinen Anhängen versorgt, den Hauptteil des gemischten Blutes erhält, während der rechte Aortenbogen neben einer Menge gemischten Blutes schon einen Teil des folgenden arteriellen mitgeteilt bekommt. Die Hauptmasse des arteriellen Blutes aber gelangt durch Vermittelung der A. carotis communis und deren Hauptäste, die Carotiden, in den Kopf, vor allem zum zentralen Nervensystem und den Sinnesorganen als sehr wichtigen, subtilsten Teilen des ganzen Organismus, die am meisten des Sauerstoffs bedürfen. Durch die erste Phase der Ventrikelsystole wird nämlich das Bulbusseptum verschoben, so daß es den Zugang zu den vorher geöffneten beiden hinteren Aortenbögen verschließt und nur den zu den vorderen freiläßt. Im einzelnen ist der Mechanismus der Verteilung der Blutsorten ein sehr komplizierter, indem auch noch die während der Ventrikelsystole beginnende eigene Kontraktion des Bulbus mit daran teilnimmt. Wahrscheinlich spielen hierbei auch die beiden Carotidendrüsen eine Rolle, indem sie dem zuerst in der A. carotis communis vordringenden Blut einen Widerstand entgegensetzen, der erst durch die fortwährend gesteigerte Spannung des Blutdrucks überwunden werden muß; wenn dann hier der Durchgang frei ist, ist unterdessen das gemischte Blut aus der ersten Phase der Ventrikelkontraktion abgeflossen. Nach einer anderen Auffassung allerdings wirken die Carotisdrüsen lediglich wie der zweite Gummiball einer Spritzflasche, indem sie vermittels ihrer elastischen Wandungen sich spannen lassen und den durch die Herzkontraktionen stoßweise vorrückenden Blutstrom in einen einigermaßen gleichmäßigen verwandeln. — Es sei hier erwähnt, daß man den Vorgang, bei welchem sich die Teile des Herzens nach erfolgter Kontraktion wieder erweitern, Diastole nennt.

Histologie der Blutgefäße und des Herzens. Die Wände der größeren Blutgefäße bestehen aus drei Schichten, welche von innen nach außen bezeichnet werden als Intima (Endothel, Vasothel), Media und Adventitia (Externa). Die Intima bildet die epitheliale Auskleidung des Gefäßlumens; die Media enthält zirkulär verlaufende glatte Muskeln und elastische Fasern und ist bei den Arterien bedeutend stärker entwickelt als bei den Venen. Die Adventitia besteht aus längsfaserigem Bindegewebe. Bei den Kapillaren ist nur das Endothel gut ausgebildet.

Auch in den Herzwänden treten die drei Schichten auf, die hier als Endocardium, Myocardium und Epicardium bezeichnet werden. Das Endocardium ist ein Epithel, von welchem durch Ausscheidung bindegewebiger

Elemente auch die Klappen und das Bulbusseptum gebildet werden. Das Myocardium ist, wie wir schon sahen, besonders beim Ventrikel sehr stark entwickelt und enthält quergestreifte Muskelfasern, die aber noch primitiver sind als die quergestreiften Muskeln der Körperstammuskulatur und deshalb den glatten Muskelfasern näher stehen. Das Epicardium ist der viszerale Teil des das Pericardium auskleidenden Epithels. (Bei dem die Leibeshöhle und deren besonderen Teil, das Pericard, umschließenden Peri-

Fig. 34.



Subcutane Lymphsäcke des Frosches (n. Gaupp).
a. Dorsal-
b. Ventral- } ansicht.
c. Seiten-

toneum unterscheidet man das parietale Blatt, das die innerste Schicht der Körperwand bildet, von dem visceralen, das den Eingeweiden anliegt.)

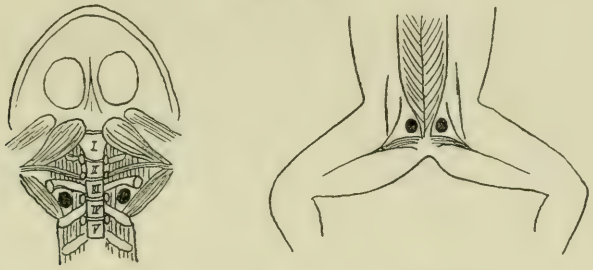
c) Das Lymphgefäßsystem.

Der weitaus größte Teil des Lymphgefäßsystems hat keine eigenen Wandungen, sondern besteht nur aus Spalten und Hohlräumen zwischen den Teilen und Geweben des Körpers. Vor allem gehören hierher die großen Lymphsäcke, welche die Haut von der darunterliegenden Körperwand trennen; es finden sich aber auch im Innern des Kopfes und Rumpfes, sowie der Extremitäten solche Spalten, welche von Lymphe durchspült sind. Ebenso stehen die kleinen Lymphräume in den einzelnen Eingeweideorganen,

vor allem die des Darmkanals, mit dem ganzen System in Kommunikation. Aus den verschiedenen Organen sammeln Lymphkapillaren die Lymphflüssigkeit und führen sie den größeren Lymphgefäßen und Lymphräumen zu, die alle miteinander in Verbindung stehen. Daß die subcutanen Lymphsäcke durch bindegewebige Septen (Fig. 34) voneinander geschieden werden, wurde bei der Haut erwähnt.

Die Bewegung der Lymphe in dem Lymphgefäßsystem bewirken zwei Paar von Lymphherzen, von denen die beiden vorderen Lymphherzen rechts und links von der Wirbelsäule hinter den Querfortsätzen des III. Wirbels liegen. Die beiden hinteren Lymphherzen sind leicht sichtbar zu machen, da sie nach Entfernung der Rückenhaut in dem Winkel zwischen dem M. coccygeo-iliacus und dem M. piriformis erscheinen. Die Lymphherzen sind kleine, etwa kugelige muskulöse Bläschen, welche sich rhythmisch kontrahieren und die Lymphe durch Öffnungen aus dem umgebenden

Fig. 35.



a. b.

Lymphherzen des Frosches (n. Gaupp).

a. vordere von der Ventralseite, b. hintere von der Dorsalseite freigelegt.

Lymphraum entnehmen. Durch je eine mit Klappen versehene Öffnung wird der Inhalt dann weiter befördert und zwar in eine Vene des Blutgefäßsystems, so daß also das Lymphgefäßsystem mit diesem kommuniziert. Vorn gelangt die Lymphe in einen Ast der V. jugularis interna, hinten in die V. iliaca transversa. (Fig. 33.)

d) Blut und Lymphe.

Blut und Lymphe bestehen aus einer eiweißhaltigen wässerigen Flüssigkeit, dem Plasma, und aus geformten Elementen, welche in diesem Plasma suspendiert sind. In dem in der makroskopischen Aufsicht rot erscheinenden Blut können wir drei Arten von solchen geformten Elementen, Blutkörperchen, unterscheiden, die alle zelliger Natur sind. Wir finden da sogenannte rote Blutkörperchen (Erythrocyten), welche Hämoglobin enthalten und durch dieses die respiratorische Funktion des Blutes vermitteln. Sie stellen sich dar als flache ovale Scheibchen von durchsichtig gelbgrüner Farbe mit konkaven Flächen, deren Mitte durch den dort liegen-

den ovalen Kern vorgewölbt ist. Die meisten der Erythrocyten sind starr, aber zwischen ihnen kommen Jugendformen vor, die sich zu teilen vermögen. An Größenverhältnissen eines roten Blutkörperchen mißt man beim Grasfrosch im Durchschnitt für die Länge etwa 22 μ, für die Breite etwa 15 μ (1 μ = 1 Mikron = $^1/_{1000}$ mm). Die Zahl der Erythrocyten ist beim Grasfrosch auf 393200 pro Kubikmillimeter des Blutes berechnet worden (Fig. 36a).

Fig. 36.

a. b.

Blutkörperchen des Frosches.
a. Erythrocyten, unten eines im Profil, b. Leukocyte.

Eine andere Art von geformten Elementen sind die weißen Blutkörperchen (Leucocyten), die helle durchscheinende, amöboid bewegliche mit Kernen versehene Zellen repräsentieren (Fig. 36b.) Sie kommen in vier verschiedenen Formen vor. Ihr Entstehungsort ist das Knochenmark, die später zu erörternde Thymusdrüse und wahrscheinlich auch die Milz.

Endlich sind hier noch zu erwähnen die Spindelzellen (Hämatoblasten), kernführende Zellen von spindelförmiger oder oval flacher Gestalt, welche zunächst kein Hämoglobin enthalten. Später tritt solches in ihnen auf und sie verwandeln sich in die Erythrocyten, sind also als Jugendstadien jener anzusehen. Die roten Blutkörperchen nämlich werden während des ganzen Lebens des Frosches periodisch neu ergänzt und zwar einerseits durch sich teilende junge Erythrocyten, andererseits durch heranwachsende Spindelzellen, die selbst in dem Knochenmark erzeugt werden.

Die geformten Elemente der Lymphe sind die kernhaltigen amöboid beweglichen Lymphkörperchen, die wohl identisch sind mit den Leucocyten der Blutbahnen. Auch sie haben ihren Entstehungsherd im Knochenmark.

Technische Bemerkungen. Es wurde bereits erwähnt, daß man die Blutzirkulation in den Kapillaren der Schwimmhäute beim lebenden Frosch unter dem Mikroskop direkt beobachten kann. Die Blutkörperchen sind gleichfalls nach Entnahme aus einem größeren Blutgefäß leicht unter dem Mikroskop zu erkennen, besonders wenn man das Blut in Normalsalzwasser (für Froschblut 0,8 Proz. Kochsalz in destilliertem Wasser gelöst) bringt. Das Herz ist nach Öffnung der Leibeshöhle und des Pericards unmittelbar zu sehen; seine innere Einrichtung studiert man nach Einlegen in Formol oder Alkohol. Die Blutgefäße verfolgt man von den leicht sichtbaren großen Stämmen am Herzen in distaler Richtung, wobei es sich empfiehlt, sie vorher zu injizieren. Die Injektionsmasse bereitet man nach Böhm und Oppel folgendermaßen: „Man bereite sich einen Karminbrei (etwa 4 g Karmin und 8 ccm Wasser). Zu diesem Karminbrei gieße man so viel Ammoniak zu, wie nötig ist, um den Karmin in Lösung zu bringen, was daran zu erkennen ist, daß das Ganze lackfarben wird. Anderseits lege man etwa 50 g Gelatine in destilliertes Wasser und lasse sie darin etwa 24 Stunden aufquellen. Ist die Gelatine aufgequollen, so erwärme man dieselbe, nachdem man das Wasser mit den Händen ausgepreßt hat, auf dem Wasserbade auf etwa 60° C. und sorge dafür, daß die Gelatine nicht überwärmt werde; ist sie geschmolzen, so füge man unter beständigem Umrühren so viel von dem Karminbrei hinzu, als nötig ist, um eine bestimmte Farbenintensität zu erzielen. Man mische sorgfältig mit einem Glasstabe, bis sich das Karmin gleichmäßig in der Gelatinemasse verteilt

hat. Nun tröpfle man in diese Lösung eine etwa 25prozentige Essigsäurelösung unter beständigem Umrühren hinzu, bis die dunkelkirschrote Lackfarbe in eine ziegelrote überzugehen anfängt. Ist das der Fall, so ist die Masse neutral, und man filtriere sie durch Flanell.“ Diese rote Masse benutzt man gewöhnlich für die Arterien, während man für die Venen eine blaue Farbe in der Weise herstellt, daß man statt des Karmins eine in Wasser gesättigte Lösung von (in Wasser löslichem) Berlinerblau zu der Gelatine in der Wärme zusetzt. Man bedarf nun einer Spritze, am besten einer eigens hierzu konstruierten Injektionsspritze, die vorn eine feine abnehmbare Kanüle mit verdicktem Ende trägt. Um die Arterien zu injizieren, öffnet man einem frisch getöteten Frosch durch einen Längsschnitt auf der Ventralseite die Leibeshöhle, wobei man sich zu hüten hat, irgend ein größeres Gefäß, vor allem nicht die V. abdominalis, zu verletzen, und schneidet ihm die Herzspitze ab, so daß das Ventrikellumen sichtbar wird. Dann läßt man ihn in Wasser von etwa 35° C. ausbluten, was man durch leichtes Massieren befördern kann. Nachdem der Frosch die Temperatur des Wassers angenommen hat, führt man die Kanüle durch den Ventrikel in den Bulbus und bindet sie hinter ihrem dicken Ende fest durch einen Zwirnsfaden, den man mit einer krummen Nadel unter dem Bulbus, ohne diesen zu verletzen, durchzieht. Darauf füllt man die Spritze mit der warmen Injektionsmasse, setzt sie an die Kanüle und drückt den Farbstoff langsam und vorsichtig, um ein Platzen der Gefäße zu vermeiden, in die Arterien. Die Injektion ist beendet, wenn die Kapillaren der Lungen und der Haut rot geworden sind. Man entfernt dann die Spritze und legt den Frosch in kaltes Wasser, um die Masse erstarren zu lassen. Dann erst wird die Kanüle entfernt. Es ereignet sich, besonders wenn das Tier recht blutleer oder zu stark erwärmt war, daß die Injektionsmasse durch die Kapillaren hindurch in die Venen dringt, so daß diese gleich mit injiziert werden. Die nun deutlich sichtbaren und etwas angeschwollenen Blutgefäße lassen sich leicht unter Wasser oder Alkohol weiter zwischen die Gewebe verfolgen.

6. Die Ernährungsorgane.

Die Ernährungsorgane bestehen aus dem Verdauungstraktus und seinen Anhängen. Es sollen aber in diesem Kapitel auch alle übrigen Derivate des Darmes behandelt werden, denen nicht gerade die Funktion zukommt, die Nahrung aufzunehmen und zu verarbeiten, und schließlich auch die wenigstens topographisch mit dem Darm dicht verbundene Milz.

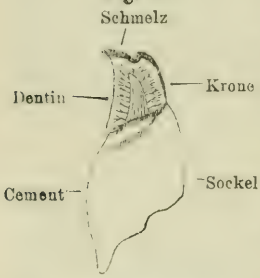
Der Darmkanal wird gegliedert in den Kopfdarm und den Rumpfdarm. Der Kopfdarm liegt, wie sein Name sagt, im Kopfe und umfaßt die Mundhöhle. Seine Einrichtungen dienen in erster Linie dem Ergreifen und Festhalten der Nahrung, sodann aber auch der Respiration, indem einerseits die Luft aus der Nasenhöhle in den am hinteren Ende des Kopfdarms befindlichen Kehlkopf und die Lungen geleitet wird, und andererseits die Schleimhaut des Mundes selbst, ähnlich der Rückenhaut, als Atmungsorgan funktioniert. Am vorderen Rande der Mundspalte geht das Epithel des Darmes in die äußere Körperhaut über. Parallel zu dem Rande des Oberkiefers verläuft eine Furche auf der Innenfläche des Mundhöhlendaches, in welche der Unterkiefer genau hineinpaßt, so daß der Mund fest geschlossen werden kann. (Fig. 39.) Der Hautwall, welcher die Furche distal begrenzt, ist die Oberlippe. Dicht hinter dieser stehen die kleinen Zähne in einer Reihe, mit der Spitze etwas nach hinten gebogen, so daß sie eine

Beute gut festhalten können. Es wurde schon erwähnt, daß außer diesen den Kiefern aufsitzenden Zähnen noch solche auf den Vomeres vorhanden sind. Rechts und links von den Vomerzähnen befinden sich zwei Öffnungen, die Choanen (*ὁ χόανος* = der Trichter), welche die Mundhöhle mit der Nasenhöhle in Verbindung setzen.

Die Nasenhöhle (Cavum nasi) ist durch eine Scheidewand, das Septum nasi, in zwei symmetrische Hälften geteilt. Jede derselben mündet nach außen durch eines der beiden äußeren Nasenlöcher und in die Mundhöhle durch die erwähnten Choanen. Besondere Falten zerlegen jede Nasenhöhlenhälfte in mehrere Abschnitte. Ein solcher kleiner blindsackartiger Teil, welcher nach vorn zu median von dem Hauptteil des Cavum nasi abgeht, ist ein Homologon zu dem Jacobson'schen Organ der höheren Wirbeltiere. Sowohl die Wände dieses Organs, wie die der Hauptnasenhöhle enthalten das Riechepithel, während die als Nebennasenhöhlen bezeichneten Teile in der Hauptsache nur mit Schleimhaut ausgekleidet sind.

Endlich münden nahe dem Hinterrande des Schädels in der dorsalen Mundhöhlenwand ziemlich seitlich zwei Kanäle, welche als Tubae Eustachii (tuba = die Röhre) eine Verbindung mit der Paukenhöhle darstellen. Die Schleimhaut des Mundhöhlendaches weist einige Drüsen auf, die Glandulae intermaxillares in dem Winkel der Schnauzenspitze zwischen den Kiefer- und Vomerzähnen, und die Rachendrüsen, die um den hinteren Rand der Choanen gelagert sind. Diese Drüsen sind keine äußerlich sichtbaren kompakten Organe, sondern bestehen aus einer großen Anzahl von einzelnen schlauchförmigen Drüsen, deren Ausführungsgänge meist getrennt ausmünden.

Fig. 37.



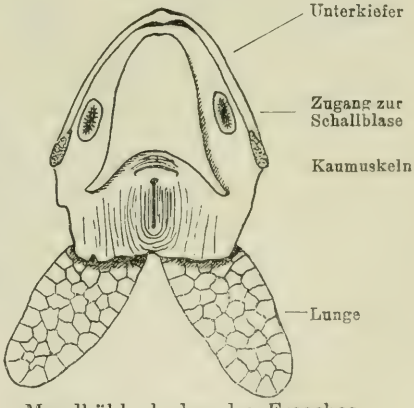
Zahn vom Frosch (n. O. Hertwig).

Die Zahl der Kieferzähne beträgt beim erwachsenen Frosch etwa 50 in jeder Kieferhälfte, die der Vomerzähne 5—10; beim jungen Tier ist sie niedriger, und ebenso nimmt sie im hohen Alter ab. Oft fehlen den Zahnreihen einige Zähne, die aber wieder ersetzt werden. Die einzelnen Zähne sind einander fast völlig gleich. (Fig. 37.) Sie sind kegelförmig und lassen eine zweihöckrige Zahnkrone sowie einen nach dem Trocknen durch eine Furche von dieser abgesetzten Zahnsockel erkennen, welch letzterer mit dem Knochen des Schädels, dem der Zahn aufsitzt, verwachsen ist; oft sind auch mehrere Zähne miteinander verwachsen. Im Innern enthält der Zahnkegel die Pulpahöhle (pulpa = das Fleischige, ohne Knochen), die nach der Basis zu offen ist. Es seien hier gleich die histologischen Verhältnisse der Zähne erwähnt. Wie gewöhnlich an den Zähnen der Vertebraten können wir auch am Froschzahn drei Substanzen unterscheiden, das Dentin, den Schmelz und das Cement. Die Krone besteht in der Hauptsache aus Dentin (Zahnbein), das von feinen, senkrecht zur inneren Oberfläche verlaufenden Röhrchen durchsetzt ist, die sich peripher verzweigen und mit-

einander kommunizieren. Die Oberfläche der Zahnkrone überzieht der Schmelz (substantia adamantina), der bedeutend widerstandsfähiger ist als das Zahnbein; auch er besitzt zahlreiche Schmelzröhrchen, die sich als die Fortsetzungen der Zahnbeinröhrchen erweisen. Das Cement ist die Substanz das Zahnsockels und enthält zahlreiche Knochenkörperchen. Der ganze obere Teil des Zahnes ist nun noch bedeckt von der Zahncuticula, einem dünnen Häutchen von äußerster Konsistenz. Die Pulpahöhle ist ausgekleidet von einem zellenreichen Bindegewebe, das peripher angeordnet ist und die Matrixschicht der Zahnsubstanz bildet. Deshalb nennt man dieses Epithel in der Zahnkrone die Odontoblastenschicht, im Sockel Cementmembran (Osteoblastenschicht). Zahlreiche Blutgefäßkapillaren durchziehen das Innere der Pulpahöhle. Da die Zähne wegen ihrer geringen Widerstandsfähigkeit schnell abgenutzt werden, so stehen medianwärts von ihnen noch ein bis zwei Reihen kleiner Ersatzzähne, die an Stelle der ausgefallenen treten. Dabei ist bemerkenswert, daß der ganze Zahn erneuert wird, nicht nur die Krone.

Betrachten wir den ventralen Teil des Kopfdarmes (Fig. 38), so fällt dort vor allem die muskulöse Zunge auf, welche vorn angewachsen ist und hinten in zwei Zipfel ausläuft. Die Zunge kann sowohl durch eigne Muskeln als auch durch die Muskeln des Zungenbeins in mannigfacher Weise bewegt und zum Insektenfange nach vorn herausgeschlagen werden. Ihre Oberfläche besteht aus einem modifizierten Teil der Mundschleimhaut und enthält zahlreiche, einen klebrigen Schleim ausscheidende nervöse Papillen, von denen es fraglich ist, ob sie Geschmacksorgane sind, wie manchmal behauptet wurde, oder ob sie, wie es wahrscheinlicher ist, im Dienste der Tastfunktion stehen. Beim männlichen Frosch finden wir rechts und links von der Zunge ein paar Öffnungen, welche den Zugang zu den Schallblasen bilden. Diese Schallblasen sind Aussackungen der Mundschleimhaut und werden von einem Teil des M. subhyoideus umgeben (Fig. 9, S. 21). Sie ragen nach außen in einen unter der Haut liegenden Lymphsack hinein und können aufgeblasen werden, wenn das Tier Töne von sich gibt, wobei sie als Resonatoren wirken. Beim Wasserfrosch ist die Haut über ihnen verdünnt und elastisch, so daß die Schallblasen nach außen bis zu Kirschgröße hervorschwellen können. Der Springfrosch besitzt keine Schallblasen. Der männliche Laubfrosch dagegen hat einen unpaaren Kehlsack, der äußerlich durch eine Hautfalte markiert wird, und der ebenfalls durch zwei Öff-

Fig. 38.



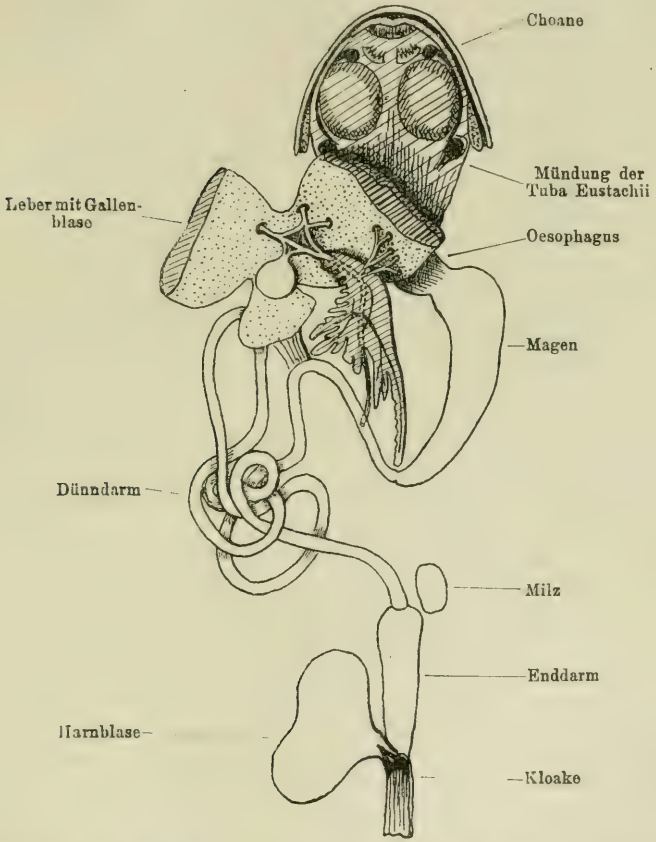
Mundhöhlenboden des Frosches (n. Wiedersheim).

nungen mit der Mundhöhle in Verbindung steht. — In der Mediane des Mundhöhlenbodens dicht hinter der Zunge befindet sich der Kehlkopf (Larynx) mit einer längsspaltigen Öffnung, durch welche die Atemluft zu den Lungen gelangt, nachdem sie die Nasenhöhle, die Choanen und die Mundhöhle passiert hat. Der Kehlkopf bildet mit einem sehr kurzen folgenden Kanal die Stimmlade, welche hinten direkt in die beiden Lungen mündet, so daß eine Trachea und Bronchen, wie sie sich bei den höheren Wirbeltieren finden, hier vollständig fehlen. Die Stimmlade wird gestützt durch ein Skelett von dünnen Knorpelspangen und kann durch eine besondere Muskulatur geöffnet und geschlossen, sowie verstellt werden. In dem Kehlkopf befinden sich die Stimmlippen (Labia vocalia), zwischen denen die Stimmritze liegt. Die beiden sich an die Stimmlade anschließenden Lungen sind ein paar dünnwandige Säcke, die hinten frei in die Leibeshöhle ragen. Im erschlafften Zustand erscheinen sie unten zugespitzt, gefüllt dagegen sind sie abgerundet. Die Außenseite der Lungen wird in polygonale Felder geteilt durch größere und kleinere Scheidewände, welche in ihr Lumen vorspringen und die innere Oberfläche vergrößern. Schon mit bloßem Auge erkennt man die Gefäße, welche das Blut zu- und ableiten, und unter dem Mikroskop sieht man die überaus feine Verteilung derselben in Kapillaren. Außer den Blutkapillaren enthalten die Lungenwände zahlreiche glatte Muskelfasern und faseriges Bindegewebe. Die ganze Innenfläche der Lunge ist von einem einfachen Plattenepithel ausgekleidet, während der eigentlichen Lungenwand außen noch das viscerale Blatt des Peritoneums, hier Serosa-Epithel genannt, aufliegt. Neben ihrer respiratorischen Tätigkeit wirken die Lungen auch noch als hydrostatische Apparate beim Schwimmen, ähnlich den Schwimmblasen der Fische.

Dicht an den vorletzten Fortsätzen des Zungenbeinknorpels und etwas ventral sie überdeckend liegen die beiden Schilddrüsen (Glandulae thyreoideae), traubige Körperchen, die aus einer Anzahl geschlossener Bläschen zusammengesetzt sind (Fig. 9, S. 21). Wie die Schilddrüsen aus einer unpaaren Aussackung des Schlundepithels entstehen, werden wir in dem Abschnitt über die Entwicklung sehen. Außer ihnen stammen noch einige andere Organe vom Anfangsdarm ab, deren wir hier kurz Erwähnung tun wollen. Da ist zunächst der postbranchiale Körper, der aus einem größeren oder mehreren kleinen Bläschen besteht und dessen Funktion unbekannt ist; man findet ihn am besten von der Mundhöhle aus unter der Schleimhaut des Mundhöhlenbodens, rechts und links vom Kehlkopfeingang, von dem er ziemlich weit entfernt ist. — Sehr deutlich ausgeprägt sind die beiden Thymusdrüsen, welche jederseits hinter der Ohrhöhle, bedeckt vom M. depressor mandibulae liegen. Mit zunehmendem Alter des Tieres reduzieren sie sich. Sie bestehen aus einem feinmaschigen, bindegewebigen Netz, das außen in eine Hüllmembran übergeht und zwischen dessen Maschen Zellen liegen, unter denen einige als besonders große auffallen. Wie schon erwähnt, ist die Thymus einer der Orte, in denen die Leucocyten ihre Entstehung nehmen; daneben scheint sie aber noch andere für das Leben

wichtige Funktionen zu haben, denn ihre völlige Entfernung verursacht den Tod des Tieres. — Jeder der beiden Venae jugulares externae liegen lateral zwei kleine rundliche Epithelkörperchen von graurötlicher oder gelber Farbe an, deren Funktion nicht bekannt ist. Auch die bereits bei der Besprechung der Blutgefäße erwähnten Carotisdrüsen gehören zu den Deri-

Fig. 39.



Verdauungskanal des Frosches, auseinandergelegt von der Ventralseite gesehen (kombiniert nach Gaupp und Wiedersheim).

vaten des Anfangsdarmes. Endlich sei hier noch hingewiesen auf den sogenannten „ventralen Kiemenrest", ein rundliches Körperchen, das dem medial-ventralen Umfang der V. jugularis externa eng anliegt. Es ist von Blutgefäßen durchsetzt, hat eine rötliche Färbung und produziert wahrscheinlich ebenfalls Lymphzellen.

Der Rumpfdarm setzt sich zusammen aus dem Oesophagus (Schlund, Speiseröhre), dem Magen (beide auch als Vorderdarm zusammengefaßt), dem Mittel- oder Dünndarm und dem Enddarm. Er ist ein in seinen einzelnen Abschnitten verschieden weites Rohr, das vielfach gewunden die Leibeshöhle durchzieht und gemeinsam mit den Harn- und Geschlechtsausführgängen in der Kloake ausmündet. Der Vorderdarm hat die Verdauung, der muskulöse Magen außerdem die Zerkleinerung der Nahrung zu besorgen; der Mitteldarm dagegen und wohl auch der Enddarm resorbieren dieselbe, wobei jedoch der erstere von diesen beiden sich lebhaft an der Verdauung beteiligt, indem sich in ihn die Sekrete der großen Mitteldarmdrüsen ergießen. Der Enddarm trägt ventral als sackartige Erweiterung die Harnblase.

Der Oesophagus, der eine Länge von 2 cm erreicht, läuft ziemlich gerade nach hinten, biegt dann aber nach links um und geht in den Magen über, welcher auf der linken Seite des Frosches liegt und einen flachen Bogen beschreibt, dessen konkave Seite sich rechts befindet. Außerdem ist der Magen konisch gestaltet, und zwar ist sein weiteres Ende das vordere. Die Grenze zwischen Oesophagus und Magen wird durch eine Einschnürung markiert, so daß sie der Cardia höherer Wirbeltiere entspricht. An das hintere Ende des Magens, den Pylorusteil (pylorus = Pförtner), welcher nach der Körpermitte umbiegt, schließt sich, durch eine Furche abgesetzt, der Anfangsteil des Mitteldarms, welcher zunächst nach vorn verläuft. Schneiden wir den Vorderdarm auf, so sehen wir, daß der Oesophagus eine dünne elastische Wandung mit Längsfalten besitzt, die ihn befähigen, sich weit zu dehnen, so daß ihn auch große Nahrungsobjekte, wie Käfer und dergleichen harte Insekten passieren können, wenn sie, wie es immer der Fall ist, ungekaut hinabgeschluckt werden. Die Magenwand ist dick und stark muskulös und trägt auf der Innenseite ebenfalls Längsfalten. Durch die Drüsen der Schleimhaut und schon äußerlich der Färbung nach hebt sich eine rötlichgelbe vordere Fundusregion deutlich von einer kleineren hinteren glatten und weißen Pylorusregion ab.

Der Dünndarm, welcher bei dem Grasfrosch um ein beträchtliches Stück kürzer zu sein pflegt als beim Wasserfrosch, ist ein vielfach gewundenes cylindrisches Rohr von geringerem Durchmesser als der Vorderdarm. Er verläuft zunächst nach vorn, biegt dann nach hinten um und legt sich in eine Anzahl Schlingen, bis er etwas rechts von der Mittelebene des Körpers in den Enddarm übergeht. Der Anfangsteil des Dünndarmes, welcher nach vorn gerichtet ist, wird auch Duodenum (= Zwölffingerdarm) genannt. Die Wandung des Mitteldarms ist wieder sehr dünn. Die Längsfalten des Pylorusteiles des Magens brechen an der Grenze zwischen Magen und Dünndarm plötzlich ab, und statt ihrer findet sich auf der Innenwand des Duodenum ein unregelmäßiges Netz von erst niedrigeren, dann höheren Leisten. Etwa $1^1/_2$ cm hinter der Grenze gegen den Pylorus beginnen zwei Reihen von Querleisten, die alsbald die Gestalt taschenförmiger Klappen annehmen, deren Öffnungen nach dem After zu gerichtet sind, so daß sie, ähnlich wie die Herzklappen das Blut, so den Nahrungsstrom stauen

können (Fig. 40). Zwischen zwei aufeinanderfolgenden Klappen verlaufen kleine Längsfalten in der Darmwand. Von der Mitte des Dünndarmes ab werden die Querfalten kleiner, diese Längsfalten aber größer, so daß wieder ein unregelmäßiges Netz entsteht, das schließlich in geschlängelte Längsfalten übergeht. Kurz hinter der Umbiegungsstelle des Duodenum nach vorn mündet in dasselbe der Ductus choledochus (ἡ χολή = die Galle, ἡ δοχή = das Gefäß), welcher die Sekrete aus den Mitteldarmdrüsen, die wir nachher kennen lernen werden, bringt.

Fig. 40.

Letztes Stück des Magens u. Anfangsteil des Dünndarms aufgeschnitten (n. Wiedersheim aus Gaupp).

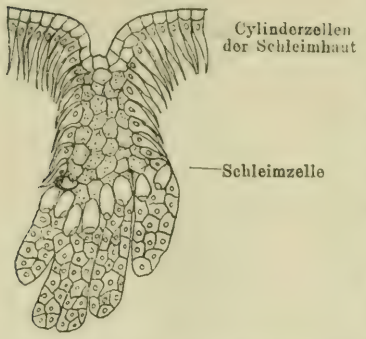
Der Enddarm (Rectum), der sich an den Dünndarm ansetzt, ist beträchtlich dicker, so daß die Grenze schon äußerlich sehr deutlich wird; gegen die Kloake hin verengert er sich wieder etwas. Die dünne Wand des Enddarms weist neben Längsfalten auch Querleisten auf. Ventral mündet in diesen Darmabschnitt vermittels eines Längsschlitzes die Harnblase, ein häutiger Sack, der durch eine mediane Einschnürung in zwei seitliche Partien geteilt wird, welche in stumpfe Zipfel auslaufen.

Sehen wir uns die histologischen Verhältnisse des Darmes an, so finden wir, daß die Wände seiner Teile im wesentlichen aus drei Schichten aufgebaut sind, nämlich aus einer Drüsenschicht (Mucosa), zu der beim Magen, Dünndarm und Enddarm noch eine Submucosa kommt, einer Muskelschicht (Muscularis) und einer bindegewebigen Schicht (Serosa), von denen die erstere vom inneren, die beiden anderen vom mittleren Keimblatt geliefert werden, wie sich später erweisen wird.

Die ganze innere Fläche des Darmes ist von einem Epithel, dem Stratum proprium (proprius = eigentümlich, wesentlich) ausgekleidet, in welchem zahlreiche Becherzellen liegen, und das zusammen mit Drüsen und Bindegewebe die Mucosa bildet. Die Drüsen finden sich beim Frosch jedoch nur im Vorderdarm und sind in dessen einzelnen Abschnitten verschieden gebaut. In den Oesophagus münden neben einfachen Schleimdrüsen vielfach verästelte tubulöse Drüsen, die ein pepsinhaltiges Sekret ausscheiden. Das Epithel des Oesophagus ist mit beweglichen Cilien besetzt. In der Mucosa des Magens treten, entsprechend den nach ihnen benannten Regionen zwei Arten von Drüsen auf, die einfach tubulösen Fundusdrüsen (Labdrüsen, Magensaftdrüsen) Fig. 41, und die Pylorusdrüsen (Magenschleimdrüsen), von denen die ersteren Salzsäure und Pepsin produzieren, die letzteren wohl nur Schleim. Dem Dünndarm fehlen die Drüsen, dagegen ist er um so reichlicher mit Becherzellen (Schleimzellen) ausgestattet, die zwischen den langen Cylinderzellen des Epithels verstreut sind. Die Cylinderzellen

haben an ihrer dem Darmlumen zugekehrten Oberfläche einen gestreiften Cuticularsaum. Die Becherzellen dagegen sind durch einen schlanken Hals ausgezeichnet, der mit Schleimkörnchen erfüllt ist. Zwischen diesen Elementen des Epithels kommen zahlreiche amöboid bewegliche Wanderzellen (Leucocyten) vor, und neben ihnen wahrscheinlich auch Phagocyten (*ὁ φάγος* = der Fresser), welche andere Zellen des eigenen Körpers nach Amöbenart in sich aufnehmen und zerstören. Die Mucosa des Enddarmes enthält in der Hauptsache nur Epithelzellen, erst am Ende treten wieder reichlicher Becherzellen auf.

Fig. 41.

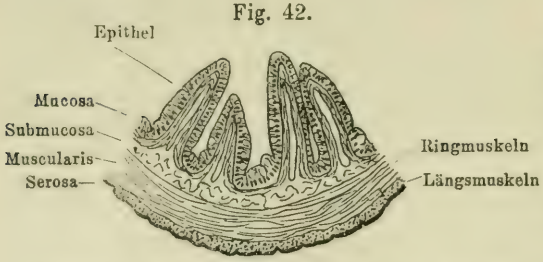


Durch 33prozent. Kalilauge isolierte große Labdrüse vom Frosch (n. Heidenhain aus Gaupp).

Die Submucosa setzt sich aus Bindegewebe und zahlreichen Blutgefäßen sowie Lymphräumen zusammen. Beim Magen liegt zwischen ihr und der Mucosa eine kräftige Muskelschicht mit glatten Muskelfasern, die in einer inneren zirkulären und einer äußeren Längslage angeordnet sind.

In der Muscularis findet sich regelmäßig eine wohlausgebildete Ringfaserschicht, der außen eine Längsfaserschicht aufliegt. Alle diese Fasern sind glatte Muskelfasern, die, wie erwähnt, fast ausschließlich vom sympathischen Nervensystem innerviert werden. Beim Magen ist die Ringmuskelschicht besonders stark, dagegen fehlt ihm zum größten Teile eine Längsschicht.

Fig. 42.



Querschnitt durch den Dünndarm des Wasserfrosches mit vier Darmfalten (n. Gaupp).

Die Serosa enthält im wesentlichen Bindegewebe und geht nach außen in die Splanchnopleura, das innere Blatt des Peritoneums, über.

Auch die Wand der Harnblase weist die im vorstehenden genannten drei Schichten auf.

Als Mitteldarmdrüsen bezeichnen wir die Bauchspeicheldrüse und die Leber mit der Gallenblase. (Fig. 39.)

Die Bauchspeicheldrüse (Pankreas) liegt in der Schlinge zwischen dem Magen und dem aufsteigenden Teil des Dünndarms als ein langgestrecktes Gebilde von bräunlichgelber Farbe mit einer Anzahl von lappigen Fortsätzen. Sie umschließt die Leberpfortader und den gemeinschaftlichen

Ausführungsgang der Mitteldarmdrüsen. Histologisch betrachtet erweist sich das Pankreas als eine große tubulöse Drüse mit vielfach verästelten und gewundenen Drüsenschläuchen, welche ihr Sekret durch einen Hauptkanal, den Ductus Wirsungianus (s. D. pancreaticus) und mehrere kleinere Kanälchen in den Ductus choledochus entleeren. Die Drüsenzellen der Bauchspeicheldrüse sind kugelförmig und lassen eine helle Außenzone von einer dunkelkörnigen Innenzone unterscheiden. Der Kern liegt in der Außenzone und neben ihm ein Nebenkern, dessen Bedeutung noch strittig ist.

Die Leber (Hepar) ist eine große, braune, dreilappige Drüse, welche beim Öffnen der Leibeswand in dem vorderen Teile des Körpers zuerst auffällt. Sie umschließt dorsal und seitlich das Pericard. Eine ganze Anzahl von Ausführungsgängen, Ductus hepatici, führen das Sekret der Leber aus dieser heraus und münden an verschiedenen Stellen in einen gemeinschaftlichen Gang, eben den Ductus choledochus, und zwar die einen noch vor dessen Eintritt in das Pankreas, die andern unter Durchdringung der Bauchspeicheldrüse erst im Innern derselben. Histologisch enthält die Leber ein Parenchym von sich verästelnden Schläuchen, zwischen denen reichlich Blutkapillaren des Pfortaderkreislaufs verstreichen. Die polygonalen Leberzellen besitzen einen großen Kern und umgeben in geringer Zahl von drei bis sechs die Gallenkapillaren, wie man die sehr engen Lumina der einzelnen Schläuche nennt. Die Gallenkapillaren sammeln sich dann zu Übergangskanälen, die sich schließlich zu den Lebergängen vereinigen.

Die Gallenblase (Vesica fellea) ist ein Reservoir, in dem das auch in den Nahrungspausen fließende Lebersekret, die schwarzgrüne Galle, aufgespeichert wird. Sie erscheint beim Einblick in die ventral geöffnete Leibeshöhle als ein rundliches Bläschen zwischen dem rechten und linken Leberlappen, ventral vom mittleren, etwas rechts unter der Spitze des Herzens, meist etwas von der Leber verdeckt. Sie steht in Verbindung mit dem Lebersystem durch zwei Gänge, Ductus cystici, deren einer aus dem rechten Lappen derselben kommt, deren anderer in den Ductus choledochus mündet. Die Wand der Gallenblase wird in der Hauptsache aus einschichtigem Cylinderepithel gebildet, an das sich außen die Splanchnopleura anschließt.

In der Nähe des vorderen Endes des Enddarmes liegt dorsal von diesem die Milz als ein kugeliger dunkelrot gefärbter Körper. Sie besteht aus einer festen bindegewebigen Kapsel, der außen das Peritoneum aufliegt, und aus einem weichen Inhalt aus reticulärem (= netzförmigem) Bindegewebe, zwischen dessen Maschen eine rote und eine weiße Milzpulpa unterschieden wird. Die rote Milzpulpa enthält hauptsächlich rote Blutkörperchen, daneben verschiedene Arten von Leucocyten und Pigmentzellen. Wahrscheinlich werden dort alternde rote Blutkörperchen durch Phagocytose eliminiert. Die weiße Milzpulpa besteht aus regellos in der roten Pulpa verteilten Leukocytenanhäufungen, sogenannten Follikeln. Daß in der Milz Leukocyten neu entstehen, wurde bereits erwähnt.

Der ganze Darmtraktus mit seinen Anhängen ist aufgehängt an dem

Mesenterium, einem bindegewebigen Band, das einerseits an der Mittellinie der dorsalen Leibeswand, andererseits an der dorsalen Seite der einzelnen Teile des Darmes und seiner Drüsen usw. befestigt ist. Dieses Mesenterium ist eine doppelte Lamelle und geht am Rücken in die Somatopleura, an den Eingeweiden in die Splanchnopleura über. Es erweist sich also als ein Teil des Peritoneums. Da nun der Darm viel länger ist, als die Mittellinie der dorsalen Leibeshöhlenwand, so ist das Mesenterium, auch abgesehen von den Windungen des Darms, in zahlreiche Falten gelegt. Es dient zugleich den Blutgefäßen und Nerven, welche zu den Eingeweiden ziehen, als Leitband.

Technische Bemerkung. Die Eingeweide macht man am besten von der Ventralseite sichtbar. Man heftet dazu den totchloroformierten Frosch mit seitlich ausgestreckten Extremitäten in einem mit Wachs ausgegossenen flachen Becken durch Stecknadeln fest und füllt das Becken mit Wasser, so daß der Frosch ganz bedeckt ist. Nun hebt man unter Zuhilfenahme einer stumpfen Pincette die Haut des Bauches und schneidet sie mit einer Schere von hinten beginnend von der Beckenregion bis zur Unterkieferspitze auf. Dann erst verfährt man in gleicher Weise mit der muskulösen Leibeswand, wobei man sich zu hüten hat, mit der Schere die Harnblase oder die Vena abdominalis zu verletzen; erst kurz vor ihrem Eintritt in die Leber wird diese durchschnitten. Den Schultergürtel zerschneidet man median. Endlich wird die Bauchwand nach rechts und links auseinander geklappt und mit Nadeln festgesteckt. Die Eingeweide liegen nun frei zutage und werden durch das sie umspülende Wasser einigermaßen in ihrer natürlichen Form und Lage gehalten, und es ist leicht, die einzelnen Organe aufzufinden. — Die Einmündung des Ductus choledochus in den Darm macht man sich dadurch deutlich, daß man nach Öffnung des betreffenden Darmabschnittes mit der Pincette die Gallenblase zusammenpreßt, worauf deren dunkler Inhalt durch den Ductus in den Darm eintritt. — Die Flimmerbewegung der Rachenschleimhaut kann man unter dem Mikroskop beobachten, wenn man ein quadratisches Stück jener Haut auf einer Korkscheibe mit entsprechendem Ausschnitt durch vier Nadeln feststeckt und mit einem Deckglas bedeckt. Noch einfacher läßt sich jene Bewegung nachweisen, indem man quer über die flach ausgebreitete Haut einen Pinselstrich von Tusche zieht. Alsbald sieht man den Strich fortwandern, da die Cilien die einzelnen Tuschekörnchen bewegen.

7. Das Urogenitalsystem.

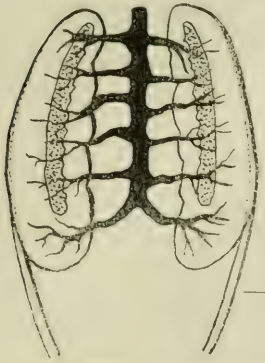
Das Urogenitalsystem umfaßt die Exkretions- und Geschlechtsorgane, welche in sehr inniger Beziehung zueinander stehen und daher am besten im Zusammenhang besprochen werden. Ebenso sollen in diesem Kapitel die Nebennieren und die Fettkörper behandelt werden.

Die Nieren.

Die beiden Nieren finden sich im hinteren Abschnitt des Körpers dicht unter der dorsalen Leibeswand, ziemlich nahe an der Medianebene, so daß sie sich beinahe berühren. Sie liegen retroperitoneal, das heißt außerhalb des Peritoneums in einem zwischen diesem und der Körperwand befindlichen Lymphraum, und sind nur mit einem kleinen Teil ihrer ventralen Oberfläche mit dem Peritoneum verbunden. Nicht selten sind die beiden Nieren asymmetrisch. Jede einzelne Niere stellt einen flachen rotbraunen Körper

dar, dessen medianer Rand ziemlich geradlinig, dessen lateraler Rand konvex verläuft. Auf ihrer Ventralseite liegt, vom vorderen Rande sich über etwa drei Viertel der ganzen Niere erstreckend, in der Mittellinie ein schmaler goldgelber Körper, die Nebenniere, lateral, etwa vom letzten Drittel des Randes beginnend, zieht ein Ductus (s. Vas) deferens (defero = ich bringe herab), der Ausführungsgang der Niere, nach hinten.

Fig. 43



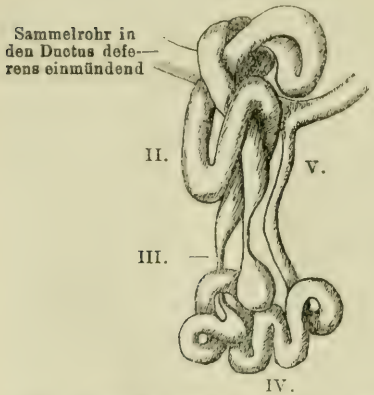
Die Nieren des Frosches. Die Vena cava posterior mit den Vv. revehentes schwarz. Die Nebennieren punktiert.

Während beim weiblichen Frosch die Nieren in der eben geschilderten Weise unabhängig von den Geschlechtsorganen existieren, besteht beim männlichen ein enger Zusammenhang mit der Geschlechtsdrüse und deren Ausführungsgängen. Diese Ausführungsgänge, Vasa efferentia (effero = ich führe heraus), münden in einen Längskanal (Bidder'scher Längskanal), welcher am medianen Rande der Niere innerhalb dieser verläuft, und kommunizieren dadurch mit den Harnkanälchen derselben, die wir gleich kennen lernen werden. Die Nieren bestehen nämlich bei beiden Geschlechtern in der Hauptsache aus einem Geflecht von Harnkanälchen. Wenn wir ein solches im einzelnen betrachten, so können wir fünf Abschnitte an ihm unterscheiden (Fig. 44): Von einem Nierenkörperchen, dessen Bau und Bedeutung wir nachher ins Auge fassen wollen, geht ein solches Harnkanälchen zunächst als dünnes Rohr geradlinig aus, sogenannter „Hals" (I. Abschnitt); es verdickt sich dann zu einem längeren, mehrfach gewundenen Kanal (II. Abschnitt), verengert sich wieder (III. Abschnitt), macht als stärkeres Rohr abermals eine Anzahl von Windungen (IV. Abschnitt) und mündet endlich durch ein gerades Stück (V. Abschnitt) in ein Sammelrohr (dorsaler Querkanal), welches noch mehrere Harnkanälchen aufnimmt und auf der dorsalen Seite der Niere quer durch dieselbe verläuft, um endlich in den Ductus deferens zu münden, welcher im lateralen Rande des Organs zu finden ist. — Auch histologisch unterscheiden sich die einzelnen Abschnitte der Harnkanälchen. Die Wand des I. Abschnittes besteht aus kleinen Zellen, deren jede mit wenigen, aber kräftigen Cilien versehen ist; im II. Abschnitt finden sich Zellen, welche an ihrem dem Lumen des Kanals zugekehrten Ende einen Besatz von kurzen Borsten tragen und im Innern reihenförmig angeordnete Körnchen enthalten (Fig. 45). Die Wand des III. Abschnittes ist ähnlich der des I., die des IV. Abschnittes besteht aus Zellen, welche dem Kanallumen einen Stäbchensaum zukehren. Der V. Abschnitt endlich ist mit hellen polyedrischen oder kubischen Zellen ausgekleidet.

Wie gesagt, geht der Halsabschnitt jedes Harnkanälchens hervor aus

einem Nierenkörperchen, auch Malpighi'sches Körperchen genannt. Dieses ist ein rundliches Gebilde, welches aus einer Glomeruluskapsel (Müller'sche oder Bowmann'sche Kapsel) — gebildet von einer Membran aufsitzenden plattenförmigen Zellen — und dem in dieser enthaltenen Glomerulus (= der Knäuel) besteht. Ein solcher Glomerulus kommt dadurch zustande, daß ein als Vas afferens bezeichneter Zweig der Arteria renalis in die Bowmann'sche Kapsel eintritt und hier einen Knäuel bildet, um als Vas efferens die Kapsel wieder zu verlassen, wobei es fraglich ist, ob er sich in deren Innerem noch weiter in Capillaren gabelt.

Fig. 44.



Ein Harnkanälchen aus der Niere des Wasserfrosches nach Maceration in Salzsäure isoliert (n. Nußbaum). Das kugelige Gebilde über dem IV. Abschnitt, von dem nach oben ein zunächst sehr dünner Hals abgeht, ist das Nierenkörperchen, jener dünne Kanal der I. Abschnitt.

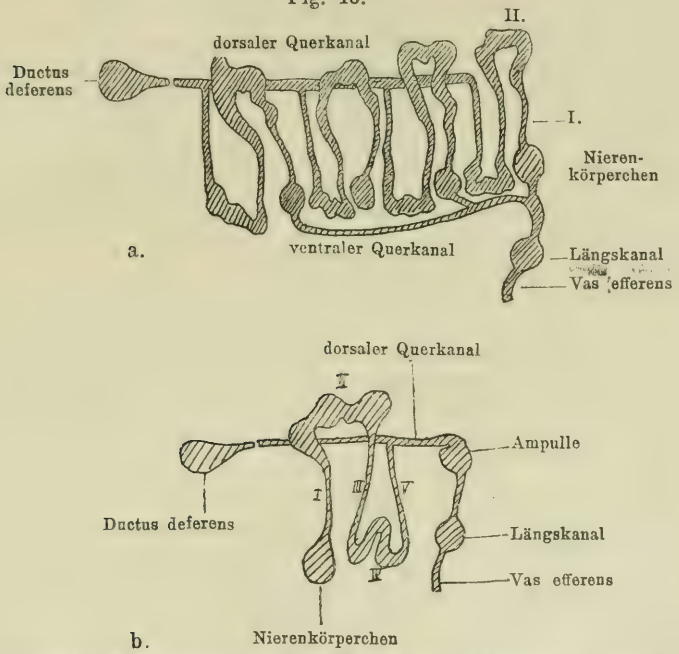
Fig. 45.

Teil der Glomeruluskapsel, Hals und Anfang des zweiten Abschnittes des Harnkanälchens vom Wasserfrosch (n. Nußbaum aus Gaupp).

Ehe wir nun auf die Unterschiede im Bau der Niere bei den Geschlechtern eingehen, seien hier die Nephrostome (*ὁ νέφρος* = die Niere, *τὸ στόμα* = die Mündung) oder Wimpertrichter erwähnt, trichterförmige Röhrchen mit Flimmerepithel, welche in beträchtlicher Anzahl die ventrale Nierenoberfläche durchsetzen, also in die Leibeshöhle münden. In der Jugend des Frosches bildeten sie den Anfangsteil der Nierenkanälchen, wie wir später sehen werden, im erwachsenen Zustand aber haben sich die Kanälchen von ihnen getrennt und sind mit den Nierenkörperchen in Verbindung getreten. Die Wimpertrichter dagegen münden nunmehr in die aus dem Nierenpfortaderkreislauf abführenden Venen und setzen diese somit mit der Leibeshöhle in Kommunikation.

Beim weiblichen Frosch entspricht der Bau der Niere dem Gesagten. Beim männlichen tritt durch das Hinzutreten der samenausleitenden Kanäle eine Komplikation ein, die bei den einzelnen Froscharten auch wieder eine größere oder kleinere ist. Am einfachsten sind die Verhältnisse beim Wasserfrosch. Wie erwähnt, führen eine Anzahl Kanälchen den Samen aus dem Hoden in einen im medianen Rande der Niere verlaufenden Längskanal. Von diesem gehen eine Anzahl ventraler Querkanäle aus, welche nach mehreren Glomeruluskapseln Äste entsenden und so in Kommunikation mit

Fig. 46.



Schema der samenableitenden Wege beim Männchen a. vom Wasserfrosch, b. vom Grasfrosch (n. Beissner aus Gaupp).

den entsprechenden Harnkanälchen treten. Diese führen dann den Samen weiter in den dorsalen Querkanal, welcher ihn in den Ductus deferens befördert. (Fig. 46a.) Beim Grasfrosch dagegen fehlen die ventralen Querkanäle und statt ihrer gehen von dem auch hier vorhandenen Längskanal dorsalwärts zahlreiche Kanäle ab, welche sich zu einem Bläschen (Ampulle) erweitern, das dann sofort in einen der dorsalen Querkanäle einmündet. Da die Ampulle wohl als eine umgewandelte Glomeruluskapsel anzusehen ist, so ist das Verhalten beim Grasfrosch also ein fortgeschritteneres in der Entwicklung der Niere, denn der Samen vermeidet hier die Nierenkanälchen.

Der Ductus deferens führt bei beiden Geschlechtern das Exkret der Niere in die Kloake, wo er dorsal, gegenüber der Harnblase mündet, und zwar der der rechten Seite durch einen kleinen Zwischenraum getrennt von dem der linken. Während er beim Weibchen rein als „Harnleiter" funktioniert, übernimmt er beim männlichen Frosch gleichzeitig noch die Ausleitung des Samens, ist also als „Harnsamenleiter" zu bezeichnen. Das ist wohl auch der Grund, weshalb das Vas deferens beim Männchen in einem Teil seines Verlaufs zu einer Samenblase (Vesicula seminalis) erweitert ist. Diese Samenblasen sind innen durch Scheidewände in Fächer geteilt, außen meist dunkel pigmentiert, und dienen dazu, den Samen aufzuspeichern, so daß eine größere Quantität desselben auf einmal entleert werden kann. Sie sind bei den einzelnen Froscharten an verschiedenen Stellen der Harnsamenleiter und in verschiedener Mächtigkeit entwickelt. Am schwächsten sind sie beim Wasserfrosch, wo sie als spindelförmige Erweiterung der Niere dicht anliegen. Beim Grasfrosch schwellen sie zur Brunstzeit zu rundlichen Blasen von beinahe 1 cm Länge an, ebenfalls dicht hinter den Nieren, sind jedoch sonst viel unansehnlicher. Der Moorfrosch hat kleine in der Mitte der Vasa deferentia liegende Samenblasen. Auch bei dem Harnleiter des Weibchens soll sich, wenigstens auf Querschnitten eine kleine Erweiterung an den betreffenden Stellen zeigen.

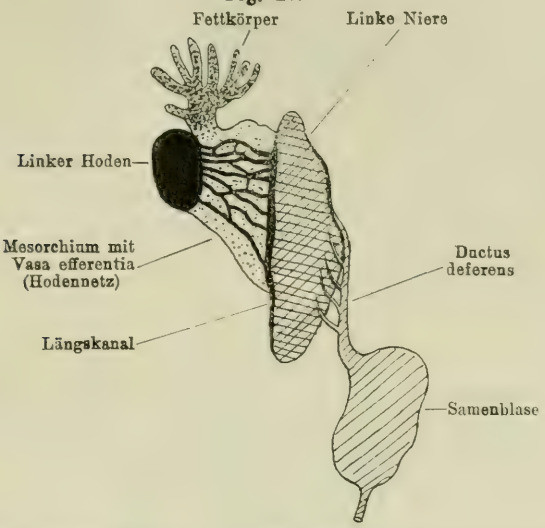
Die Nebenniere (Glandula suprarenalis), welche auf der ventralen Seite jeder Niere als goldgelber gekörnelter Körper liegt, ist histologisch zusammengesetzt aus verschiedenen soliden Zellmassen. Diese enthalten sogenannte Rinden- und Markzellen, zu denen im Sommer noch „Sommerzellen" kommen. Die Nebenniere verdankt ihre Farbe Fetttröpfchen, welche den größten Teil der Rinden- oder Epithelzellen ausmachen. Die Markzellen (chromaffine Zellen) sind größer und werden durch doppeltchromsaures Kali gelb oder braun gefärbt, so daß sie besonders deutlich vor den übrigen Zellelementen zu sehen sind. Die im Sommer auftretenden Sommerzellen sind birnförmig, besitzen einen ovalen Kern und sind durch gewisse Farbstoffe, wie z. B. Eosin, stark färbbar. Die Nebennieren sind zum Leben des Tieres notwendige Organe, deren Zerstörung den Tod unter Vergiftungserscheinungen mit sich bringt.

Die Geschlechtsorgane. Wie bekannt, sind die Frösche getrennt geschlechtlich; doch kommen gelegentlich auch Zwitter vor, und zwar meist solche, die vorwiegend männliche Charaktere zeigen. Die Geschlechtsprodukte, Samen und Eier, werden erzeugt in den Geschlechtsdrüsen (Keimdrüsen, Gonaden), welche Hoden resp. Ovarien genannt werden. Zur Entleerung dieser Produkte dienen Ausführungsgänge, beim Männchen die Vasa efferentia, welche, wie wir sahen, nach der Niere verlaufen, beim Weibchen der Eileiter, zu welchem beim männlichen Frosch ein rudimentäres (= rückgebildet und nicht mehr funktionsfähig) Pendant existiert.

Der Hoden (Testis). (Fig. 47. 48.) Die männliche Geschlechtsdrüse ist ein rundlich ovaler weißer Körper, der an einem besonderen Band, dem Mesorchium (ὁ ὄρχις = der Hoden) ventral von dem vorderen Ende der

Niere aufgehängt ist. Den Hauptbestandteil des Hodens bilden die Samenkanälchen (Fig. 48), welche durch Bindegewebe, das reichlich von Blutgefäßen durchzogen wird und auch Nerven einschließt, zu einer kompakten

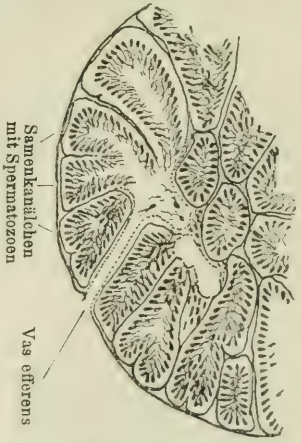
Fig. 47.



Schema des Urogenitalsystems vom männlichen Grasfrosch. Der Hoden ist medianwärts umgelegt (n. Gaupp).

Masse vereinigt werden. Außer dem Peritoneum umgibt noch eine bindegewebige Hülle den ganzen Hoden. Die Samenkanälchen sind radiär angeordnet, laufen aber im Zentrum des Hodens vielfach durcheinander. Sie enthalten die samenproduzierenden Elemente und sogenannte Follikelzellen, die wohl als Nährzellen fungieren. Alle Samenkanälchen münden in ein Netz von Ausführungsgängen, das intratestikuläres Hodennetz genannt wird, weil es innerhalb der Keimdrüse liegt. Es steht in Verbindung mit den Vasa efferentia testis, welche nach der Niere ziehen und dabei durch Anastomosen miteinander kommunizieren, so daß ein extratestikuläres Hodennetz entsteht. In der Niere führen die Vasa efferentia in den an deren medianem Rand verlaufenden Längskanal. (Fig. 47.)

Fig. 48.



Schnitt durch einen Teil des Hodens vom Grasfrosch (n. Gaupp).

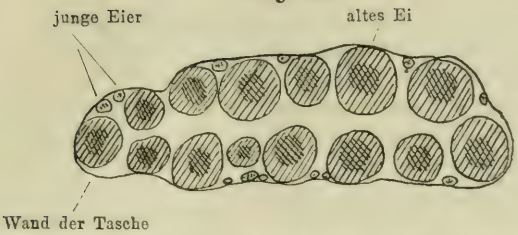
Der Samen besteht aus einer flüssigen Masse, innerhalb welcher die Samenfäden (Spermatozoen) sich lebhaft bewegen, da jedes von ihnen eine lebendige freie Zelle darstellt, welche mit Hilfe eines mächtigen Schwanzfadens, ähnlich der Geißel eines Flagellaten, umherschwimmt. An jedem Spermatozoon unterscheiden wir den mit einem Spitzenstück versehenen Kopf, welcher den Kern enthält, das Mittelstück und den Schwanzfaden, an welchem ein Achsenfaden umgeben von einer Spiralhülle zu bemerken ist. Bei den einzelnen Froscharten sind die Samenfäden verschieden gestaltet. (Fig. 49.) Zwischen diesen normalen Samenelementen kommen in geringer Zahl auch anders gestaltete vor, die als „abnorm" bezeichnet werden. Neben mehrschwänzigen oder mehrköpfigen finden sich sogenannte Riesenspermatozoen, die wahrscheinlich auf unvollkommene oder unregelmäßige Teilung der samenproduzierenden Zellen zurückzuführen sind, ferner Zwergspermatozoen und solche mit kugeligem Kopf statt des typischen langgestreckten (Ballowitz 1906).

Fig. 49.

Spermatozoen vom: a. Wasserfrosch, b. Grasfrosch, c. Moorfrosch, d. Springfrosch, e. Laubfrosch (die Unterschiede sind etwas übertrieben dargestellt).

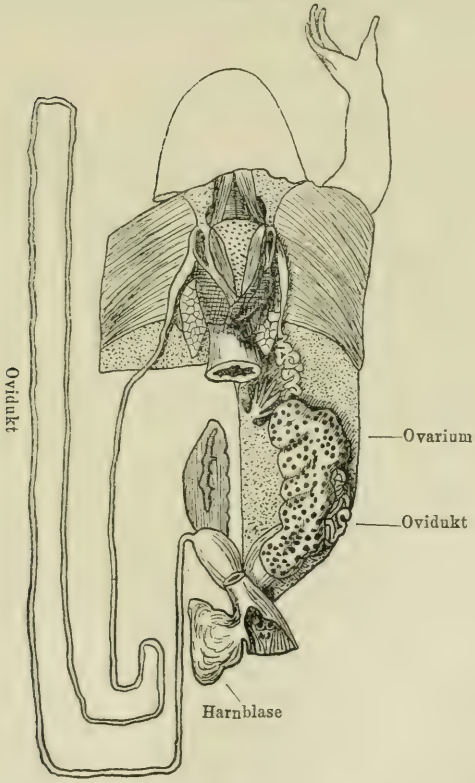
Der Eierstock (Ovarium) (Fig. 50. 51) ist ein längliches Gebilde, das an der gleichen Stelle im Körper des Weibchens liegt, wie beim Männchen der Hoden, das aber, besonders wenn es mit reifen Eiern gefüllt ist, jenen an Größe bedeutend übertrifft. Das Band, an welchem es aufgehängt ist, heißt Mesovarium. Das Ovarium ist ein dünnhäutiger Sack, der durch Scheidewände, welche ins Innere vorspringen, in eine Anzahl Kammern geteilt wird. In diesen Kammern, den Ovarialtaschen, werden die Eier gebildet. Ein Ausführungsgang aus dem Eierstock existiert nicht, die reifen Eier durchbrechen vielmehr jedes für sich die Wand der Keimdrüsen und fallen in die Leibeshöhle. Histologisch setzt sich die Wand des Ovariums aus drei Schichten zusammen; aus dem Innenepithel, gebildet von polygonalen Plattenzellen, aus dem Stratum medium, in welchem die Urgeschlechtszellen liegen, aus denen sich dann die Eier unter Follikelbildung entwickeln, und aus dem die ganze Geschlechtsdrüse überziehenden Peritonealepithel. (Fig. 50.)

Fig. 50.



Schematischer Schnitt durch die freie Kuppe einer Ovarialtasche (n. Gaupp).

Fig. 51.

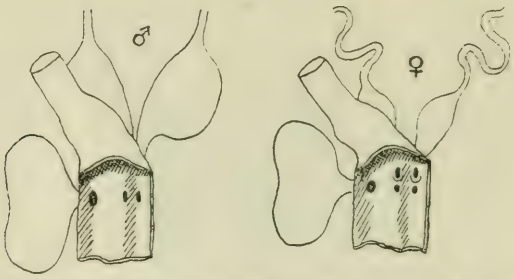


Weibliche Genitalien vom Wasserfrosch nach der Brunst. Linkerseits in der Hauptsache in situ, rechterseits ist das Ovarium entfernt und der Ovidukt der Länge nach ausgebreitet. Darm zum größten Teile entfernt. Kloake von der Ventralseite geöffnet. Leber zum größten Teile abgetragen (n. Gaupp).

Die ausgebildeten Eierstockseier sind ziemlich große kugelige Zellen, welche neben dem großen Kern, dem sogenannten Keimbläschen (Nucleus) mit mehreren Keimflecken (Nucleoli), reichlich Dotter enthalten. Der Dotter, den man als „Nahrungsdotter" von dem Eiplasma, dem „Bildungsdotter" unterscheidet, ist hauptsächlich in der einen Eihälfte angehäuft, welche man wegen ihrer späteren Entwicklung die vegetative nennt im Gegensatz zu der anderen, der animalen Hälfte. Die Oberfläche der animalen Eihälfte ist dunkel pigmentiert.

Der Ovidukt (Eileiter, Müllerscher Gang). Die ausgebildeten Eier, welche, wie erwähnt, in die Leibeshöhle fallen, werden aus dieser durch zwei lange Kanäle ausgeleitet, nachdem sie durch besondere Wimperzellen des Peritoneums nach deren Öffnungen transportiert worden sind. Die Eileiter beginnen mit einer trichterförmigen Öffnung (Ostium abdominale) zu beiden Seiten des Herzbeutels, dorsal von der Leber, verlaufen ein kurzes

Fig. 52.



Kloake des männlichen und weiblichen Frosches mit den Mündungen der Harnleiter, Eileiter und der Harnblase; (seitlich aufgeschnitten).

Stück geradlinig und ziehen dann unter vielfachen Windungen nach hinten, wo sie mit einem erweiterten, dünnwandigen Endabschnitt, dem Uterus, in die Kloake rostral von den Öffnungen der Harnleiter einmünden. (Fig. 51. 52.) Die Wände der Eileiter bestehen, abgesehen von dem Peritonealüberzug, im wesentlichen aus einem Flimmerepithel, welches die Eier weiterleitet, in dem aber auch zahlreiche Drüsenzellen liegen, welche die Eier mit ihren Sekreten umhüllen.

Auch beim Männchen finden sich Müllersche Gänge, die aber ganz rudimentär und wohl sicher funktionslos sind. Sie verlaufen als sehr feine weißliche Fäden an der gleichen Stelle der dorsalen Leibeswand, wie beim Weibchen, nur sind sie nicht gewunden, sondern einfach gerade gestreckt. Sie enthalten manchmal ein deutliches Kanallumen, oft sind sie nur solide Zellstränge. Im ersteren Falle findet sich vorn auch ein Ostium abdominale als Öffnung in die Leibeshöhle.

Die Fettkörper (Corpora adiposa) sind gelbe, viellappige Gebilde, welche beim männlichen Frosch am vorderen Rande des Hoden (Fig. 47),

beim weiblichen dagegen am vorderen Rande des Mesovariums liegen (Fig. 51) und zu verschiedenen Zeiten verschieden stark entwickelt sind. Sie sind Reservedepots für Fett, welches in besonderen Fettzellen, den Hauptelementen der Fettkörper, gelagert ist. Wenn diese Fettzellen ganz gefüllt sind, was den Winter über der Fall ist, so enthalten sie riesige Fetttropfen, welche den Kern der Zelle ganz an deren Wand drängen und das umgebende Plasma bis auf ein dünnes Häutchen reduzieren. Das Fett ist wohl in erster Linie für die Keimdrüsen bestimmt, denn während des Winterschlafes wird es nicht verbraucht, wohl aber kurz vor der Brunstperiode.

Technische Bemerkungen. Das Urogenitalsystem wird zur Anschauung gebracht, indem man nach Öffnen der Leibeshöhle die übrigen Eingeweide durch Lostrennen ihrer Mesenterien mit der Schere entfernt. Den Enddarm läßt man am Objekt und schneidet ihn seitlich auf, um die Einmündungen der Harnleiter, der Müllerschen Gänge und der Harnblase sichtbar zu machen.

II. Ontogenie.

Nachdem wir in den vorausgegangenen Abschnitten den Bau des erwachsenen Frosches in seinen Grundzügen kennen gelernt haben, kommen wir jetzt dazu, die Entwicklung desselben zu verfolgen. Wie stets, beginnt die Entwicklung mit der Befruchtung des vom Weibchen produzierten Eies durch das männliche Spermatozoon. Die Befruchtung kommt in der Weise zustande, daß beide Geschlechter im Laufe eines Begattungsaktes ihre Geschlechtsprodukte absetzen, worauf die Samenfäden in die durch Gallerte zu einem Laich zusammengeballten Eimassen eindringen. Um aber die Vorgänge in dem Ei bei dieser Befruchtung ganz verstehen zu können, müssen wir erst noch die Bildung der Geschlechtsprodukte in den Gonaden selbst näher ins Auge fassen.

1. Samenbildung (Spermatogenese).

Die Samenbildung findet in bezug auf den zeitlichen Ablauf der einzelnen Vorgänge bei den verschiedenen Arten unserer Frösche nicht in der gleichen Weise statt. Während z. B. bei dem Wasserfrosch jederzeit Geschlechtsprodukte heranreifen, so daß man auf einem Schnitt durch den Hoden alle Stadien der Entwicklung der Spermatozoen gleichzeitig nebeneinander antrifft, geht die Spermatogenese beim Grasfrosch zyklisch von statten, weswegen man zu einer bestimmten Zeit nur eine Entwicklungsstufe des Samens vorfindet.

Den Ursprung nehmen die Spermatozoen in den Urgeschlechtszellen (Ursamenzellen) und den aus diesen hervorgehenden Keimzellen, welche vor der ersten Ausbildung der männlichen Geschlechtsdrüsen in diesen zunächst ruhen, ohne sich zu verändern. Beim Heranwachsen des Tieres beginnen die Keimzellen sich zu teilen und liefern so eine große

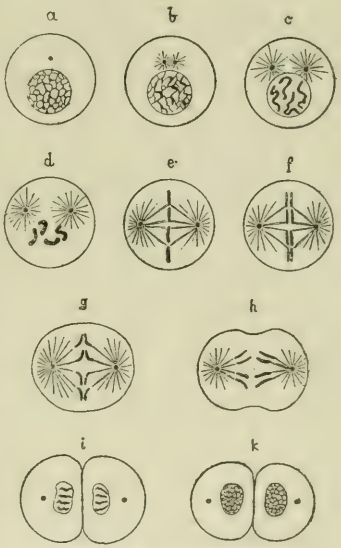
Anzahl von Spermatogonien, die zuerst in Ketten hintereinander liegen, dann aber einzeln von platten Zellen umgeben werden, welche wir schon als Follikelzellen kennen lernten. Ob diese Follikelzellen von den gleichen Zellen abstammen, wie die Spermatogonien, wie es z. B. Bertacchini (1891) behauptet, ist recht schwer zu entscheiden, zumal über diesen Punkt auch bei anderen Tieren noch nichts sicheres feststeht. Die Spermatogonien teilen sich nun lebhaft weiter, so daß sich in den einzelnen Spermatocyten alsbald eine reichliche Anzahl von ihnen vorfindet. Man bezeichnet diese Periode der Hodentätigkeit mit Keimperiode, oder die Abschnitte der Gonade, in der gerade die Spermatogonienteilung vor sich geht, als Keimzone. Nach dieser Vermehrung der Spermatogonien stellen dieselben ihre Tätigkeit ein und machen eine Ruheperiode durch, während welcher sie durch reichliche Nahrungsaufnahme heranwachsen zu den Spermatocyten I. Ordnung oder Samenmutterzellen. Die Hodenabschnitte, in denen diese Vergrößerung stattfindet, nennt man die Wachstumszone. Am Ende der Wachstumsperiode befinden sich also in jeder Spermatocyste genau soviel Spermatocyten I. Ordnung, als bei ihrem Beginn Spermatogonien vorhanden waren, nur sind die Spermatocyten um ein bedeutendes größer geworden. Zu ihrer Anordnung im Hoden sei übrigens bemerkt, daß sie in den erwähnten Samenkanälchen rings um deren Lumen verteilt liegen.

Es folgt jetzt eine weitere Teilung der Samenmutterzellen in je zwei Samentochterzellen oder Spermatocyten II. Ordnung und gleich darauf eine Teilung der Samentochterzellen in je zwei Samenenkelzellen oder Spermatiden. Es gehen also aus jeder Samenmutterzelle vier Samenenkelzellen hervor, so daß in jeder Spermatocyste nunmehr viermal soviel Spermatiden vorhanden sind, als ehedem am Schluß der Keimperiode Spermatocyten in ihr lagen. — Die Spermatiden schließlich wandeln sich durch Streckung der Kerne und Ausbildung eines langen Schwanzfadens um in die Samenzellen oder Spermatozoen. Jene beiden letzten Teilungen, aus denen die Samenenkelzellen resultieren, nennt man die Reifungsteilungen, welche in der Reifungszone vor sich gehen. Man ist nämlich sowohl durch die tatsächlichen Vorgänge bei diesen Teilungen, die sich von dem gewöhnlichen Modus unterscheiden, als auch durch theoretische Erwägungen zu der Auffassung gekommen, daß sie die Samenelemente erst fähig machen, mit der ähnlich vorbereiteten Eizelle zu einer einheitlichen Zelle zu verschmelzen.

Der sonst bei fast allen Zellen im Tierreich übliche Modus der Teilung, den auch die Spermatogonien einhalten, ist die Mitose (*ὁ μίτος* = der Faden des Aufzuges beim Weben) oder Karyokinese (*τὸ κάρυον* = die Nuß, der Kern, *ἡ κίνησις* = die Bewegung). Eine solche mitotische Teilung verläuft folgendermaßen: Nach dem sogenannten Ruhestadium des Kerns (Fig. 53a), in welchem dessen chromatische (= färbbare) Substanz in Form von feinen Chromatinkügelchen in dem Protoplasmaschaum suspendiert ist, beginnt die Mitose damit, daß sich das neben dem Kern liegende Centrosoma halbiert, und die Chromatinteilchen in dem Kern sich zu einem Fadenknäuel, Spirem, aneinander reihen (b).

Die beiden Hälften des Centrosoms rücken auseinander, so daß sie auf entgegengesetzte Seiten des Kerns zu liegen kommen, dessen Wand ebenso wie seine Nucleolen verschwinden, und dessen geknäuelter Chromatinfaden sich stark verkürzt und dadurch an Durchmesser zunimmt. Um die Centrosome tritt eine Strahlung im Protoplasma auf, indem sich diejenigen Wände der einzelnen Schaumwaben, die vorher nur annähernd in der Richtung nach den Centrosomen verliefen, genau radiär nach jenen als Mittelpunkten einstellen (c). Dadurch, daß diese Strahlung in dem zwischen beiden Centrosomen liegenden Gebiet der Zelle am stärksten ist, entsteht die sogenannte Spindel (d u. e). Währenddessen hat sich der Spiremfaden in Teilstücke, die Chromosomen zerlegt, deren Zahl in den Zellen eines und desselben Tieres konstant zu sein scheint, bei verschiedenen Tierarten aber wechselt. Beim Frosch ist die Zahl der Chromosomen, welche bei den Teilungen der Somazellen auftreten, noch nicht bekannt, und wenn sie auch bei einer ganzen Reihe von Amphibien und nahen Verwandten unserer Frösche überall 24 beträgt, so deuten gewisse Anzeichen darauf hin, daß es bei ihm nur 20 sind, wie nachher erörtert werden soll. Die Chromosomen haben verschiedenerlei Gestalt, manchmal sind sie rundliche Körnchen, manchmal kürzere oder längere Stäbchen, oft auch U- oder V-förmig gebogene Schleifen, und an Größe sind sie entweder alle untereinander gleich, oder eines übertrifft die andern an Quantität um ein Beträchtliches, wie es bei den Insekten häufig vorkommt, oder endlich sind alle ein wenig verschieden voneinander. Beim Frosch haben wir es mit äußerlich gleich erscheinenden Schlingen zu tun. Diese ordnen sich nun in einer Ebene an, die senkrecht zur Achse der erwähnten Spindel steht, und zwar so, daß ihre freien Schenkel radiär nach allen Seiten ausstrahlen. Es entsteht so das Asterstadium (ὁ ἀστήρ = der Stern) oder die Äquatorialplatte (e). Den ganzen Vorgang von der Bildung des Spirems bis zu der der Äquatorialplatte bezeichnet man als Prophase (Vorphase) der Teilung. Schon vorher hat sich jede Chromatinschleife der Länge nach geteilt und liegt so verdoppelt in der Äquatorialplatte, oder sie teilt sich jetzt erst, welchen Vorgang man Metaphase (Hauptphase, Metakinese) nennt (f). Die so entstandenen beiden Hälften des Asters rücken nun nach den Polen der Spindel zu, indem dabei die Schleifenwinkel der Chromosomen vorausgehen, so daß es den Anschein hat, als würden sie gezogen von den Spindelfäden (g. u. h). Wegen ihrer äußeren Erscheinung unter dem Mikroskop sind nämlich die von den Centrosomen ausgehenden Strahlungen oft für kontraktile Fäden gehalten worden, deren Zusammenziehung die Trennung der Chromosomenhälften bewirken sollten. Neuere Angaben aber erklären jene scheinbaren Spindelfäden in der vorher angegebenen Weise, und es kann somit auch nicht von einer Kontraktilität derselben die Rede sein. Die beiden auseinander rückenden Hälften der Äquatorialplatte, deren Chromatinschleifen also je ein der Länge nach halbiertes Chromosom darstellen, bilden das Dyasterstadium. Sind die neuen Chromosomen, die Tochterchromosomen, in der Nähe der Centrosome angelangt, so verkürzen sie sich und bilden einen Fadenknäuel (Dispiremstadium) ähnlich dem einfachen Spirem der Prophase (i). Dieser ganze Abschnitt der Zellteilung heißt

Fig. 53.



Schema der mitotischen Zellteilung nach Boveri.

Anaphase (Teilungsphase). Schließlich löst sich der Chromatinfaden auf in einzelne Chromatinkörner, welche sich in dem jetzt auftretenden Wabenwerk der neuen Kerne verteilen. Die Zelle selbst hat unterdessen, meist schon während des Dyasterstadiums, begonnen, sich mitten zwischen beiden neuen Kernen einzuschnüren und vollendet diese Teilung jetzt, so daß zwei Zellen resultieren, deren jede wieder einen von einer Membran umgebenen „ruhenden" Kern und neben ihm ein Centrosoma aufweist (k). Das ist die Telophase (Endphase) der Teilung. — Nachdem die natürlich nur die halbe Größe der Mutterzelle besitzenden Tochterzellen durch Nahrungsaufnahme zu deren Volumen herangewachsen sind, wiederholen sie das gleiche Spiel, und es ist nun von Wichtigkeit, daß man Grund hat zu glauben, die dabei wieder auftretenden Chromosomen seien identisch mit den während der letzten Teilung vorhandenen. Man nimmt an, daß die Chromosomen nicht, wie es scheint, in die Chromatinkörnchen des Kerns schlechtweg zerfallen, sondern daß sie sich nur umformen, indem sie sich etwa vielfach verästeln und in feinste Gebilde ausziehen, von denen sich nachher nur einzelne Stellen, eben jene Körnchen, sichtbar machen lassen. Diese Theorie von der Individualität der Chromosomen ist eine der Stützen, welche die modernen großen Vererbungstheorien (z. B. Weismanns Deszendenztheorie) zu ihrem Aufbau benützen, denn man sieht wohl mit Recht in dem Chromatin die Substanz, welche der Träger der Vererbung ist, eine Anschauung, die durch die so genaue Halbierung dieses Stoffes bei der Teilung einer Zelle in ihre beiden Tochterzellen noch bestärkt wird.

Wenn ein neuer Organismus aus der Verschmelzung zweier Zellen, wie es die Befruchtung ja ist, entstehen soll, so würde die befruchtete Eizelle neben ihren eigenen Chromosomen noch die gleiche Anzahl der durch das Spermatozoon hinzugebrachten enthalten, und im Laufe der Generationen müßte diese Zahl, da sie durch jede Befruchtung verdoppelt wird, ins Unendliche anwachsen. Da die Chromosomenzahl aber, wie vorher gesagt wurde, bei jeder einzelnen Tierart konstant ist, so muß eine Reduktion des Chromatins statthaben in den verschmelzenden Zellen, um es nach deren Vereinigung wieder in der normalen Quantität erscheinen zu lassen. Es ist nun noch nicht sicher, wann und wie diese Verminderung des Chromatins vor sich geht, aber darüber sind wohl fast alle Deutungen einig, daß jene beiden letzten Teilungen, welche beim männlichen Geschlecht die Spermatiden und, wie wir nachher sehen werden, beim weiblichen die reifen Eier liefern, im Zusammenhang mit ihr stehen. Das ist auch der Grund, weshalb man diese Teilungen Reife- oder Reduktionsteilungen genannt hat. An einer Reihe von Objekten ist nämlich festgestellt worden, daß bei der einen dieser beiden Reifungsteilungen die Längsspaltung der Chromosomen unterbleibt und daher ganze Chromosomen auseinander geführt werden, so daß also die entstehenden Tochterzellen nur die halbe Normalzahl der Chromosomen enthalten. Da auf diese Weise der übliche Modus der Teilung nicht eingehalten wird, spricht man hier von pseudomitotischen Reifungsteilungen und unterscheidet eine Postreduktionsteilung (Weismannscher Reduktionsmodus), bei der die Chromatinverminderung durch die II. Teilung vollzogen wird, von einer Präreduktionsteilung (Korscheltscher Reduktionsmodus), bei welcher die I. die eigentliche Reifungsteilung ist. Diesen beiden Arten steht eine dritte gegenüber, die besonders für die Wirbeltiere zu gelten scheint und neuerdings für viele Amphibien, darunter

auch für den Frosch, behauptet worden ist. Das ist die eumitotische Reifungsteilung (Boverischer Reduktionsmodus). Bei ihr haben wir es mit einer zweimaligen Längsspaltung der Chromosomen zu tun, die aber schon in den Reifungsteilungen in der halben Normalzahl auftreten, so daß die wirkliche Reduktion bereits vorher stattgefunden haben muß. Die eumitotische Reifungsteilung unterscheidet sich aber auch sonst noch von der gewöhnlichen Mitose der Somazellen dadurch, daß bei ihr das Chromatin nicht in den typischen Schleifen erscheint, sondern in Gestalt von Ringen, Kreuzen oder ähnlichen Figuren, wie sie auch bei den pseudomitotischen Reifungsteilungen zu treffen sind, — und dadurch, daß der Kern zwischen den beiden Reifungsteilungen nicht in die Ruhe zurückkehrt.

Auf alle Fälle enthalten die Spermatiden des Frosches quantitativ nur die Hälfte der normalen Menge des Chromatins. Ihre Umwandlung in die Spermatozoen erfolgt in der Weise, daß der Kern sich zu strecken beginnt, das Plasma ihn nur noch als dünne Membran umgibt, während der Teil, wo das Centrosoma liegt, zum Mittelstück wird und den Schwanzfaden ausbildet. Gleichzeitig begeben sich die Kerne der die Spermatocysten noch immer umgebenden Follikelzellen an die den Samenkanälchen des Hodens zugewandte Seite der Zellen. Die Spermatozoen verteilen sich in Bündel, in denen sie alle annähernd parallel zueinander liegen, und treten in Beziehung zu den Follikelzellen, indem je eine solche Gruppe sich an eine dem Kanallumen zugekehrte Follikelzelle legt, so daß die Spermatozoenköpfe nach dem Lumen zeigen. Die betreffenden Follikelzellen heißen Stützzellen (Fußzellen, Sertolische Zellen) oder, da man annimmt, daß sie Nahrungsstoffe an die Spermatozoenbündel abgeben, auch Nährzellen. Auf einem Querschnitt durch ein Hodenkanälchen sieht man die einzelnen Samenzellengruppen radiär um das Lumen herum verteilt. Schließlich öffnen sich die Follikel gegen das Kanallumen, so daß die Spermatozoen in die Hodenkanälchen gelangen. Die alten Follikel werden dann resorbiert.

2. Eibildung (Oogenese).

Die Eibildung erfolgt im Prinzip nach dem gleichen Schema wie die Samenbildung, doch machen sich in ihren einzelnen Stadien ziemliche Abweichungen geltend, die besonders durch die gewaltige Größendifferenz zwischen Ei und Samenfaden bedingt sind. Die Eier nehmen ihre Entstehung von Urgeschlechtszellen, wie die Spermatozoen. Die Urgeschlechtszellen und ihre Nachkommen teilen sich lebhaft und bilden von Bindegewebe umgebene Zellnester, in welchen gewöhnlich nur eine einzige Zelle zu einem Ei wird, während die übrigen dasselbe als Follikelzellen einhüllen. Dadurch, daß die junge Eizelle, die zunächst noch Oogonium ist, wohl hauptsächlich auf Kosten der Follikelzellen heranwächst, übertrifft sie diese bald bedeutend an Größe. Nach einer neueren Auffassung (Bonin 1900) entstehen die Follikelzellen neben den Ureiern aus dem Peritonealepithel, welches die junge Keimdrüse umgibt. Die Oogonien werden in den Ovarialtaschen zu

Oocyten I. Ordnung. Diese haben ein helles Keimbläschen mit meist wandständigen Chromatinnucleolen und einer Kernmembran, neben welchem in dem Zellplasma ein runder, gelblicher Körper, der Dotterkern, ohne deutliche Begrenzung zu erkennen ist, der später aber schwindet. Außen umgibt eine Dotterhaut die Oocyte.

Es folgt nun die Reifungsperiode des Eies, von der aber nur die Vorbereitungsstadien im Ovar absolviert werden; die I. Reifungsteilung geht erst in dem Ovidukt, die II. nach der Befruchtung außerhalb des mütterlichen Organismus vor sich. Die Vorbereitungen zur Eireife deuten sich dadurch an, daß die Kernmembran deutlich doppelt kontouriert erscheint und der Kern selbst pseudopodienartige Fortsätze in das Zellplasma sendet, die wohl den Stoffwechsel vermitteln. Die Zahl der wandständigen Nucleolen nimmt zu. Das ganze Ei nimmt reichlich Nahrung auf, und es wird Nahrungsdotter von der Peripherie im Cytoplasma abgelagert, doch so, daß er hauptsächlich nur in die eine Eihälfte zu liegen kommt. Die andere färbt sich durch unter der Oberfläche auftretendes Pigment dunkel. Man kann von nun ab an dem Ei zwei Pole unterscheiden, die mit Rücksicht auf ihr späteres Schicksal, das wir noch kennen lernen werden, als animaler und vegetativer bezeichnet werden, und zwar entspricht der Mittelpunkt der pigmentierten Eioberfläche, der animale Pol, dem späteren Vorderende, der diametral gegenüberliegende vegetative Pol dem Hinterende des sich bildenden Keimes. Das Keimbläschen wandert in die Nähe des animalen Poles, wo die im Verhältnis zu dem ganzen Ei sehr kleine I. Reifungsspindel gebildet wird, indem sich zunächst die Kernkörperchen in der Mitte zu einem Ringe vereinigen, der sich in den Fadenknäuel des Spirems auflöst (O. Schultze). Wenn das junge Ei soweit in der Entwicklung vorgeschritten ist, platzt der Follikel und die Wand des Ovariums gegen die Leibeshöhle, und die Oocyte fällt, lediglich von der Dotterhaut umgeben, in die Leibeshöhle, wo sie dann durch die erwähnten Flimmerzellen des Peritoneums nach der Öffnung des Eileiters geführt wird, die sie aufnimmt und an den Ovidukt weitergibt. Es scheint das Platzen der Follikel hervorgerufen oder zum mindesten begünstigt zu werden durch die bei der Begattung stattfindende Umklammerung des Weibchens von Seiten des Männchens. Die leeren Follikel werden allmählich resorbiert.

In dem ersten Abschnitt des Eileiters vollzieht sich dann die I. Reifungsteilung, doch unterscheidet diese sich von der beim männlichen Geschlecht sofort dadurch, daß aus ihr zwei schon äußerlich ganz verschiedene Tochterzellen hervorgehen, nämlich die zum Ei werdende Oocyte II. Ordnung und der sogenannte I. Richtungskörper (Polkörperchen), der gegen die Oocyte verschwindend klein ist. Man nennt die Spindel, welche seine Abschnürung einleitet, nach ihm auch I. Richtungsspindel. Beim weiteren Durchlaufen der verschiedenen Abschnitte des Ovidukts erhält das Ei noch einige sekundäre Hüllen, die von den dort befindlichen Drüsen ausgeschieden werden. Diese Hüllen sind dreifach, die innerste, das sogenannte Chorion, ist die schwächste, am stärksten ist die mittlere. Im Uterus

kleben die einzelnen Eier durch die äußerste gallertige Schale zusammen und werden dann als zusammenhängender Laich ins Wasser abgesetzt, wo die Eihäute stark zu quellen beginnen, so daß ihre Dicke den Durchmesser des von ihnen umschlossenen Eies weit übertrifft. Dieses entfernt sich etwas von der umgebenden dicken Gallerthülle, indem eine Flüssigkeit den Zwischenraum zwischen Eiplasma und Dotterhaut ausfüllt, so daß das Ei sich im Innern der Schalen frei drehen kann, was zur Folge hat, daß es den durch die Nahrungsdotteranhäufung schwereren vegetativen Pol nach unten kehrt. Auf der dunklen, jetzt nach oben gerichteten Pigmentseite des Eies ist eine helle Stelle, die Fovea germinativa zu erkennen, die dadurch hervorgerufen wird, daß das unter dem animalen Pol liegende Keimbläschen das Pigment verdrängt. Beim Ei des Wasserfrosches ist diese Fovea bedeutend ausgedehnter als bei dem des Grasfrosches.

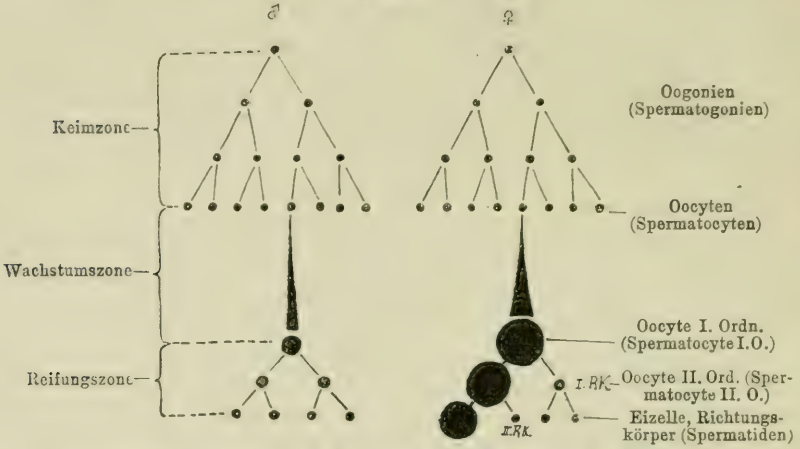
3. Die Befruchtung.

Wenn das Weibchen seine Eier fallen läßt, ergießt das Männchen seinen Samen über den Laich, in dessen Schleim sich die Spermatozoen sofort einbohren. Es findet nun die Befruchtung statt, wobei in je ein Ei immer nur ein einziges Spermatozoon eindringt. Das Eiplasma weicht zunächst etwas vor dem Spermatozoenkopf zurück, rückt ihm dann aber entgegen und nimmt ihn in sich auf, während der Schwanzfaden an seiner Oberfläche liegen bleibt. Sobald einmal ein Spermatozoon in ein Ei gelangt ist, läßt dieses kein anderes mehr eintreten, sondern wölbt jedem sich noch nähernden einen Teil seiner Oberfläche entgegen, ohne daß jenes es ermöglichen könnte, sich einen Zugang zu verschaffen. Allerdings hat man schon das Eindringen mehrerer Spermatozoen in ein Froschei beobachtet, aber normaler Weise findet ein solches nicht statt. Nach Untersuchungen von Roux rückt das siegreiche Spermatozoon, oder vielmehr dessen Kopf, zunächst in Richtung nach dem Mittelpunkt des Eies in demselben vor (Penetrationsbahn), dann aber biegt es scharf um und bewegt sich gegen das inzwischen in die Tiefe des Eies gewanderte Keimbläschen (Kopulationsbahn).

Ehe der Eikern sich von der Oberfläche entfernt, schreitet er zur Bildung der II. Richtungsspindel und gibt den II. Richtungskörper ab, der dicht neben den I. in den freien Raum zwischen Eiplasma und Schale zu liegen kommt. Dabei geht das Ei seines Centrosomas verlustig. Die Abschnürung der beiden Richtungskörper, deren I. sich übrigens nochmals zu teilen pflegt, entspricht den beiden Reifungsteilungen der Spermatocyten. Es resultieren auch hier aus der zweimaligen Teilung der Oocyte I. Ordnung vier Zellen, — nämlich das nun reife Ei und die drei Richtungskörper — die den vier von einer Spermatocyte I. Ordnung abstammenden Spermatiden entsprechen. Aber während dort das Produkt der Reifungsteilung vier einander gleichwertige Zellen sind, erhalten wir hier ungleichartige, nämlich die Eizelle, welche sich allein weiterentwickelt, und daneben die gegen sie völlig zurücktretenden minimalen Polkörperchen, die im Laufe der Entwicklung des

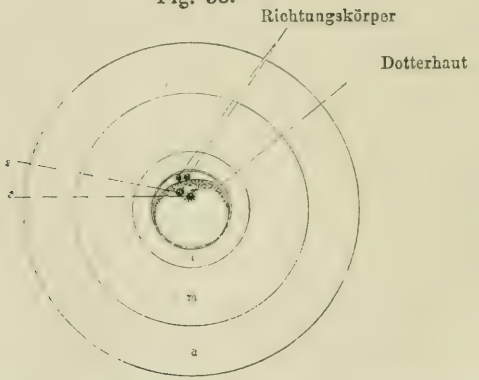
Eies verschwinden, resorbiert werden. Auch bei diesen Reifungsteilungen des Eies tritt uns dieselbe Chromatinreduktion wie bei den männlichen Geschlechtszellen entgegen. Nach Lebrun sind beim Grasfrosch in den Oocyten I. und II. Ordnung je 10 Chromosomen vorhanden, woraus auf die Normalzahl 20 zu schließen wäre. Bei den übrigen daraufhin untersuchten Amphibien fanden sich überall 12 Chromosomen in diesen Stadien und 24 als Normalzahl.

Fig. 54.



Schema der Samen- und Eibildung (n. Korschelt u. Heider).

Fig. 55.



Befruchtetes reifes Froschei mit halbgequollenen Gallerthüllen (n. Bonnet). Im Eiplasma der männliche ♂ und weibliche ♀ Vorkern.
i. innere, m. mittlere, a. äußere Gallerthülle.

Wenn der Eikern nach Abgabe des II. Richtungskörpers in die Tiefe des Eies rückt, vergrößert er sich zu einem Bläschen, in welchem das in

ihm enthaltene Chromatin aufgelöst erscheint. Dasselbe geschieht mit dem Spermakern, der ja fast die ganze Masse des Spermatozoenkopfes ausmacht. Neben letzterem erscheinen jetzt zwei Centrosome; es muß sich also das eine aus der Spermatide übernommene geteilt haben (Ziegler). Nachdem beide Kerne, die man als männlichen und weiblichen Vorkern bezeichnet (Fig. 55), einander so nahe gekommen sind, daß sie sich berühren — auch der Eikern nähert sich zuletzt etwas dem herankommenden männlichen Vorkern — verschmelzen sie zu einem einzigen großen Kern, dem Furchungskern, und damit ist die Befruchtung vollendet.

Die Vorgänge von der Ablage der Eier bis zu diesem Punkte nehmen etwa zwei Stunden in Anspruch. An zwei entgegengesetzten Polen des Furchungskerns kommen die beiden vom Spermatozoon stammenden Centrosomen zu liegen, um die alsbald Strahlungsfiguren auftreten, die zwischen beiden die I. Teilungsspindel bilden. Das Chromatin des Kerns, dessen Wand inzwischen verschwunden ist, erscheint in Form von Chromosomen in der Normalzahl, und nun beginnt die eigentliche Entwicklung des reifen und befruchteten Eies zu dem Frosch, die erst vollendet ist, wenn derselbe seine definitive Gestalt erreicht hat. Die ersten Stadien dieser Entwicklung nennt man Furchung, und sie soll uns im nächsten Abschnitt beschäftigen.

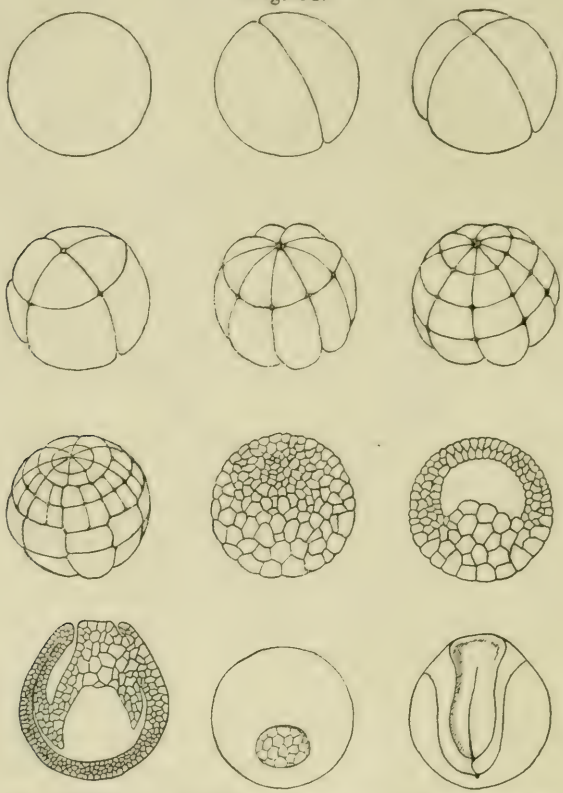
4. Die Furchung.

Etwa $2^1/_2$—3 Stunden nach der Befruchtung des Eies beginnt dieses sich zu teilen. Indem die daraus resultierenden zwei Zellen sich wieder teilen und so fort, entsteht eine Anhäufung von Nachkommen der Eizelle, von Blastomeren (*ὁ βλαστός* = der Keim, *τὸ μέρος* = der Teil), nach deren Anzahl man die einzelnen Stufen des Furchungsprozesses das 2-, 4-, 8-, 16- usw.-Zellenstadium nennt. Da sich das Ei in der Gesamtheit seiner Masse teilt, so ist die Furchung eine totale; und weil sich bei dieser schon von der ersten Teilung an, bald aber noch deutlicher zeigt, daß die vegetative Hälfte des Eies in dem Zeittempo der einzelnen Teilungen nicht nur hinter der animalen Hälfte zurückbleibt, sondern auch die in ihr liegenden Blastomeren voluminöser sind als die der animalen Hälfte, — beides wohl infolge des in ihr aufgestapelten Nahrungsdotters — so ist sie zugleich eine inaequale (ungleiche). Alle diese Furchungsteilungen sind echte mitotische.

Wir haben gesehen, wie aus der Verschmelzung des männlichen und weiblichen Vorkerns der erste Furchungskern entstand und wie dieser sich in die I. Furchungsspindel umwandelte. Es ist von Interesse, die Lage dieser Spindel etwas genauer ins Auge zu fassen, da durch sie sofort der Bauplan des sich bildenden Tieres festgelegt wird. Während das Ei nach der Ablage ins Wasser seinen dunklen animalen Pol gewöhnlich nach oben kehrt, wie wir sahen, pflegt sich die Eiachse, das ist die Verbindungslinie der Mitten des dunklen und hellen Pols, beim Wasserfrosch nach der erfolgten Befruchtung schief einzustellen, und zwar beträgt der Neigungswinkel

etwa 45°; beim Grasfrosch jedoch bleibt die Eiachse vertikal. Die erste Furchungsspindel liegt senkrecht zur Eiachse und wird wahrscheinlich ebensowohl durch die innere Struktur des Eiplasmas als auch durch den Weg, den der Spermatozoenkopf im Ei genommen hat, noch genauer orientiert.

Fig. 56.



Furchung des Grasfroscheies (teilweise n. Ecker). Vorletzte Reihe rechts ein Querschnitt durch die Blastula. Letzte Reihe links ein Querschnitt durch die Gastrula; in der Mitte eine solche in der Aufsicht von der Blastoporusseite; rechts ein Embryo mit Medullarfalten.

Die Einschnürung des Plasmas beginnt in der Gegend des animalen Pols, dehnt sich aber bald auf das ganze Ei aus, so daß dieses von einer Furchungsebene durchsetzt wird, welche stets genau senkrecht steht. Diese erste Furchungsebene entspricht der Medianebene des Körpers des Frosches; sie teilt also das Ei in zwei Blastomeren, aus deren jeder eine seitliche Körperhälfte hervorgeht. Allerdings kommen auch Ausnahmen vor, bei denen die beiden Ebenen scheinbar ganz unabhängig voneinander sind.

Nach einer kurzen Ruhepause tritt die zweite ebenfalls vertikale Furchungsebene auf. Sie steht senkrecht auf der ersten und trennt die sich bildende dorsale Körperhälfte von der ventralen. Die dritte Furchungsebene schneidet die beiden ersten unter rechten Winkeln. Während die vier aus den ersten beiden Teilungen resultierenden Blastomeren einander gleich waren, beginnt jetzt die erwähnte Ungleichheit, indem die dritte Furchungsebene dem animalen Pol etwas näher liegt als dem vegetativen. An dem 8-Zellenstadium kann man infolgedessen vier den animalen Pol umgebende kleinere Blastomeren, die Mikromeren, von den vier größeren Makromeren des vegetativen Pols unterscheiden. Die dritte Furche scheidet die vordere von der hinteren Körperhälfte. Die beiden folgenden Furchen gehen wieder durch die Pole und halbieren etwa den Winkel zwischen der ersten und zweiten. Aus dem durch sie hervorgerufenen 16-Zellenstadium entsteht das 32-zellige durch zwei weitere Furchen, deren Ebenen parallel zur dritten oberhalb und unterhalb derselben verlaufen. Die obere von ihnen halbiert die acht Mikromeren nicht genau, sondern liegt etwas mehr nach dem animalen Pol zu, und ebenso verhält sich die untere, so daß die vier Blastomeren, die auf jedem der acht Meridiane der Furchungskugel zu treffen sind, vom animalen zum vegetativen Pole fortschreitend an Größe zunehmen.

Die im vorigen gegebene Schilderung der ersten Furchungen bedarf insofern einer Berichtigung, als sie gewissermaßen nur das ideale Schema gibt, dem die tatsächlichen Vorgänge bald mehr, bald weniger nahe kommen. Wenn bis jetzt immer von Furchungsebenen geredet wurde, die das ganze Ei durchsetzen, so ist das eigentlich nur für die allererste Teilung zutreffend. Schon bei der Teilung der ersten zwei Blastomeren fallen die beiden Teilungsebenen derselben nur in den allerwenigsten Fällen genau zusammen in eine einzige, denn meist sind sie etwas gegeneinander verschoben, so daß sie nur parallel verlaufen. Ebenso ist auch die dritte Teilungsebene nur ein schematischer Begriff, und je höhere Furchungsstadien wir untersuchen, um so mehr wird das Bild einer das Ganze durchschneidenden Ebene verwischt. Es teilen sich auch nicht immer die entsprechenden Blastomeren genau gleichzeitig, so daß z. B. bei der Entstehung des 32-Zellenstadiums die Vermehrung der Mikromeren der der Makromeren vorausgeht. Weil die animale Eihälfte der vegetativen überhaupt immer voraus ist, wird der Größenunterschied zwischen den Zellen, welche den animalen Pol umgeben, und denen um den vegetativen Pol ständig auffallender. Schon vom 32-Zellenstadium an verschwindet das Bild der Regelmäßigkeit in den weiteren Teilungen, so daß es nicht mehr möglich ist, von bestimmten Furchungsebenen, welche das ganze Ei durchdringen, wenn auch nur im Schema, zu reden.

Jede einzelne Blastomere sucht sofort nach ihrer Entstehung die Idealform der Zelle, die Kugelgestalt anzunehmen, und da sie sich nur an der äußeren Oberfläche des Eies frei entfalten kann, so kommt es, daß sie sich dort allseitig vorwölbt, während sich ihr übriger Teil an den umgebenden

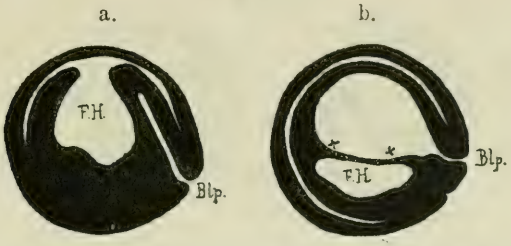
Blastomeren abplattet. Dadurch erhält die ganze Furchungskugel in den ersten Stadien äußerlich ein Aussehen, das man treffend mit dem einer Brombeere verglichen hat und nach ihr auch Morula nennt. Aber eben infolge jenes Strebens der Blastomeren nach der Kugelform tritt schon sehr bald im Innern des Zellhaufens ein Hohlraum auf, in welchen sich die inneren Oberflächen der einzelnen Zellen vorwölben. Das ist die Furchungshöhle (Blastocoel), die bereits beim 8-Zellenstadium angedeutet ist, und die mit der Vermehrung der Zellen zunimmt, so daß z. B. beim 32-Zellenstadium das ganze gefurchte Ei eine Hohlkugel darstellt, deren Wände von den einzelnen Blastomeren gebildet werden. Sobald die Furchungshöhle in dem Keim als deutliches Lumen erscheint, was beim Frosch etwa beim 16—32-Zellenstadium eintritt, nennt man das Entwicklungsstadium Blastula. Die Wand dieser Blastula ist zunächst ein einschichtiges, von den Blastomeren gebildetes Epithel, das Blastoderm (*τὸ δέρμα* = die Haut), aber schon vom 32-Zellenstadium an ändert sich dies, indem die Blastomeren, die sich bis dahin nur immer in tangentialer Richtung geteilt hatten, sich nun auch radiär vermehren. Man nennt diese Art der Verdickung eines Epithels Delamination (= Abblätterung). So kommt es, daß die Wand der Blastula in den späteren Stadien von einem mehrschichtigen Epithel gebildet wird, in welchem aber immer noch die dem animalen Pol genäherten Zellen bedeutend kleiner sind als die am vegetativen Pol. Aus diesem Grunde ist auch das Blastoderm am animalen Pol viel dünner als das am vegetativen, und die Furchungshöhle liegt infolgedessen exzentrisch. (Vergl. den Querschnitt durch die Blastula in Fig. 56, vorletzte Reihe rechts.)

5. Die Gastrulation und Bildung der Keimblätter.

Das Pigment der animalen Eihälfte hat sich unterdessen auf der Oberfläche der Blastula ausgedehnt, so daß nur noch eine kleine Kalotte am vegetativen Pol hell erscheint. Nachdem sich die Zellen der Blastula noch um ein Beträchtliches vermehrt haben und die Teilungsprodukte immer kleiner geworden sind, — da ja dem Ei, welches keine Nahrung von außen aufnimmt, sondern sich auf Kosten seines Dotters erhält, kein neues Material zugeführt wird und ihm auch innerhalb seiner Hüllen kein Raum zur Ausdehnung zur Verfügung steht, — beginnt ein neuer Prozeß der Entfaltung, die Gastrulation. Es erscheint auf der einen Seite des Eies unterhalb des Äquators eine kleine horizontale Grube, die erste Anlage des Urmundes (Blastoporus), die sich allmählich verbreitert, indem sie die Form eines nach oben konvexen Halbkreises annimmt. Der dorsale, dunkel pigmentierte Rand der Furche wächst nach unten weiter und schiebt sich über den unteren hellen Teil des Eies soweit hinweg, daß er, und mit ihm der Eingang in den so entstehenden Blindsack, den Urdarm (Archenteron), um nicht ganz 180° verlagert wird, das heißt, etwa an die der ersten Einsenkung entgegengesetzte Seite des Eies gelangt. Zugleich schreiten die seitlichen Enden des vorher halbkreisförmigen Urmundes noch weiter auf der

von ihnen eingeschlagenen Kreisbahn vor, so daß sie sich schließlich treffen und miteinander verschmelzen. Der Blastoporus ist nun ein vollkommener Kreis, aus dem die von der dorsalen Lippe noch nicht bedeckten hellen Zellen der unteren Eihälfte als sogenannter Dotterpfropf etwas hervorragen (s. Fig. 56, letzte Reihe, die Abbild. links und in der Mitte). Alle diese Änderungen vollziehen sich nicht nur durch Zellteilungen, wie wir sie bei der Entstehung der Blastula vorfanden, sondern zum großen Teil auch durch bloße Verschiebungen und Verlagerungen der einzelnen Blastomeren und Eiabschnitte gegeneinander. Durch die Bildung des Urdarms, dessen Lumen sich mehr und mehr vergrößert, ist aus der Blastula eine Gastrula (ἡ γαστήρ = der Magen) geworden, und damit hat der entstehende Keim, der Embryo, zwei Keimblätter erhalten, nämlich das äußere Keimblatt (Ektoderm, Ektoblast), welches die Gastrula außen umhüllt, und das innere Keimblatt (Entoderm, Entoblast), welches die Wand des blindsackförmigen Ur-

Fig. 57.



Entstehung des Urdarms unter Vereinigung der Urdarmhöhle mit der Furchungshöhle (n. Bonnet). a. Der Urdarm und die gegenüberliegenden Zellen umwachsen die Furchungshöhle. b. Die Furchungshöhle von der ventralen Urdarmwand abgegrenzt, welche zwischen ×—× reißt, so daß die Furchungshöhle mit der Urdarmhöhle zusammenfließt.

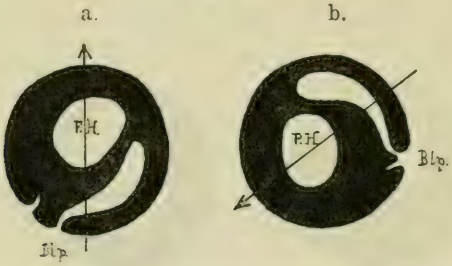
darms bildet. Die Furchungshöhle wird durch das in sie vordringende Archenteron immer mehr verkleinert, bis sie nur noch ein schmaler Spalt zwischen der Urdarmwand und dem Ektoderm ist, der schließlich ganz obliteriert (s. Querschnitt Fig. 56 letzte Reihe links).

Nach O. Schultze kommt gelegentlich eine Modifikation der beschriebenen Urdarmbildung beim Frosch vor. Während nämlich von der einen Seite der Urdarm eingestülpt wird, wachsen die seitlich von ihm und die auf der entgegengesetzten Seite der Furchungshöhle liegenden Zellen, also ein ganzer Ring, in analoger Weise, aber natürlich ohne ein Lumen zwischen sich zu bergen, in den Hohlraum hinein, treffen schließlich auf die hintere Darmwand, mit der sie verschmelzen, und teilen so die Furchungshöhle in zwei Abschnitte, von denen der unter dem Darm liegende sich schließlich infolge Durchreißens der dünnen Scheidewand mit dem Darmlumen vereinigt (Fig. 57). Da auf diese Weise ein Stück der ehemaligen ventralen Darm-

wand vernichtet wird, bilden sich die an das neue Lumen grenzenden Dotterzellen zu einem Epithel um.

Die dorsale Lippe des Blastoporus hat durch ihr Überwachsen des hellen unteren Eiteiles diesen durch das aus der oberen Eihälfte mitgeführte Pigment verdunkelt. Nur der Dotterpfropf ragt noch als helle Stelle aus dem Urmund hervor. Der Urmund selbst verengert sich immer mehr, und bald wird der Dotterpfropf von seinen Rändern zurückgedrängt in das Eiinnere. Zugleich macht das Ei, wohl infolge der durch die Verschiebungen seiner Teile bewirkten Schwerpunktsverlagerung, eine Drehung in seinen Hüllen, so daß der Urmund etwa wieder an die Stelle zurückkehrt, an der seine Bildung begann, und der ursprünglich obere animale Pol unter den horizontalen Äquator des Embryos zu liegen kommt. Die Seite, an der nun der Blastoporus liegt, entspricht dem Hinterende des Tieres (Fig. 58).

Fig. 58.



Drehung des Eies während der Urdarmbildung. Der Pfeil deutet die Lage der Eiachse a. vor, b. nach der vollendeten Drehung an. F. H = Furchungshöhle. Blp = Blastoporus (n. Morgan).

Im Zusammenhang mit der Entstehung des Urdarms vollzieht sich die Bildung des mittleren Keimblattes (Mesoderm). Das Material dieses mittleren Keimblattes stammt von Zellen, welche mit anderen zusammen bereits in der jungen Gastrula zu einem Ring vereinigt sind, der in der Äquatorialgegend unter den obersten Schichten des Keimes anzutreffen ist und parallel zum Äquator verläuft. Die inneren Zellen dieses „Keimringes", aus dem später das zentrale Nervensystem, das Mesoderm, die Chorda und ein Teil des Entoderms hervorgehen, sind durch reichliches Pigment in der Nähe ihrer Kerne ausgezeichnet, und enthalten kleinere Dotterkörnchen als die übrigen Nahrungsdotterzellen. Sie sind es, die zum Mesoderm werden. Der Keimring steigt mit dem Wachsen der dorsalen Blastoporuslippe, nachdem sich die Eiachse in der beschriebenen Weise gedreht hat, nach oben und verschmälert sich gleichzeitig, indem seine rechte und linke Seite sich einander nähern, um schließlich, wenn sich der Blastoporus schließt, miteinander zu verschmelzen (Morgan). S. Fig. 59. Nach Ziegler hingegen verwachsen in der normalen Entwicklung die beiden Seiten des Ringes nicht

miteinander. Auf jeden Fall sind nach Schluß des Blastoporus die Mesodermzellen zu einer langgestreckten Platte dorsal vom Urdarm vereinigt und stehen vor allem in dessen Mittellinie in so engem Zusammenhang mit ihm, daß dort eine Grenze zwischen Entoderm und Mesoderm nicht anzugeben ist. Diese Mesodermplatte umgibt alsbald den Urdarm, indem ihre seitlichen Ränder ihn umwachsen und in der ventralen Mittellinie verschmelzen (siehe Fig. 62 S. 100).

Die Zellen der dorsalen Mediane dieses zwischen innerem und äußerem Keimblatt gelegenen Gürtels differenzieren sich zu der Chorda dorsalis (Rückensaite). Diese entsteht bei den übrigen Wirbeltieren aus dem Entoderm, und da beim Frosch jene Zellen, wie oben gesagt wurde, direkt in die Urdarmwand übergehen, so kann man wohl auch bei ihm von einer Abstammung der Chorda aus dem inneren Keimblatt sprechen. Die Chorda trennt sich von den rechts und links von ihr befindlichen echten Mesodermzellen sowie vom Urdarm, und durchzieht den Embryo in seiner ganzen Länge als ein solider Strang von rundlichem Querschnitt.

Fig. 59.

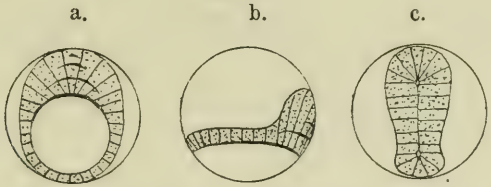


Diagramme zur Darstellung des Keimringes und der Verwachsung der Blastoporuslippen (n. Morgan). a. Der Blastoporus in der Aufsicht; b. der Keimring von der Seite; c. die beiden seitlichen Hälften des Keimringes sind zur Bildung des Embryos zusammengetreten.

6. Äußere Veränderungen am Keim bis zum Ausschlüpfen.

Schon vor dem Schluß des Blastoporus treten in der Oberfläche des bisher noch fast völlig kugelrunden Keimes Veränderungen auf, die besonders deutlich in Falten, welche auf der Dorsalseite verlaufen, ihren Ausdruck finden. Zugleich weicht die äußere Form des Embryos mehr und mehr von der Kugelgestalt ab, indem er sich in der Richtung der durch den Urmund gehenden Achse, der Längsachse des Tieres, streckt. Auf einem Stadium, wo der Dotterpfropf noch frei hervorragt, findet sich über der dorsalen Blastoporuslippe eine breite Grube, die Primitivgrube, an deren vorderem Ende eine rundliche, kuppenförmige Erhebung liegt. Seitlich wird die Grube begrenzt von je zwei Längsfalten, welche also rechts und links von der Mediane des Rückens von hinten, der Gegend des Blastoporus, nach vorn verlaufen. Von diesen inneren und äußeren Medullarfalten sind die ersteren die wichtigsten, denn aus ihnen geht, wie wir noch sehen werden, das zentrale Nervensystem hervor (Fig. 56, S. 92).

Der bisher kreisförmige Urmund schließt sich nun, indem seine seitlichen Ränder sich einander nähern, so daß nur ein kleiner länglicher Spalt zurückbleibt. Zugleich verschmälert sich die Primitivgrube, die Medullarfalten treten stärker hervor und beginnen, sich nach der Mitte zu einzurollen, so daß zwischen ihnen eine tiefe Furche, die Medullarfurche, entsteht, auf deren Grunde sich die Primitivgrube befindet. Vorn gliedert sich von den Medullarplatten, wie man jene Falten auch nennt, jederseits eine Platte ab, die bald in einen vorderen Teil, die Sinnesplatte, und einen hinteren, die Kiemenplatte, gespalten wird. Die seitlichen Ränder der inneren Medullarfalten kommen einander bald so nahe, daß sie unter gegenseitiger Berührung das Medullarrohr bilden; die äußeren Medullarfalten dagegen schwinden allmählich wieder. Der Embryo auf einem solchen Stadium sieht etwa folgendermaßen aus: In den Eihüllen, die nach wie vor unverletzt vorhanden sind, liegt der Keim als ein länglich ovaler Körper, auf dessen oberer, Dorsalseite vor allem das von den stark hervorstehenden Medullarfalten begrenzte Medullarrohr auffällt. Vorn klaffen die Medullarfalten noch weit auseinander, — dort ist der Entstehungsort des Gehirns, — hinten dagegen umschließen sie den nur noch ganz kleinen spaltförmigen Blastoporus. Von dem Medullarrohr gehen vorn nach rechts und links je zwei Falten ab, die Sinnes- und die Kiemenplatten, welche den vorderen Teil des Embryos kreisförmig umgeben.

Immer mehr streckt sich der Keim, soweit ihm dies der Raum in den Eihüllen gestattet, und es werden auf ihm allmählich die Anlagen einzelner Organe sichtbar, die wir später beim ausgeschlüpften Tier schon in Tätigkeit finden. So zeigt eine mediane Einsenkung in der Sinnesplatte die Stelle, an der der Mund auftreten wird. Etwas unter dieser befindet sich rechts und links je eine stark pigmentierte Stelle, die Anlage der sogenannten Saugnäpfe der Froschlarve, welche später in der Mediane zu einer V-förmigen Figur verschmelzen. Oberhalb des Mundes bezeichnen zwei Gruben die Anlage der späteren äußeren Nasenöffnungen. Das Medullarrohr trägt vorn zwei seitliche Ausstülpungen, die primären Augenblasen, die, wie wir nachher sehen werden, die Anfänge der Augenbildung bedeuten. In den Kiemenplatten jeder Seite treten vertikale Furchen auf, aus denen die Kiemenspalten hervorgehen. Zuerst sind nur je zwei vorhanden, dann aber werden es drei, zwischen denen die Kiemenbögen als wulstartige Anschwellungen verlaufen. Als sich der Blastoporus schloß, geschah dies durch Annäherung seiner seitlichen Ränder. Diese verschmelzen in ihrem mittleren Teil völlig miteinander, so daß nur zwei kleine Öffnungen übrig bleiben, eine vordere, welche von den Medullarfalten überwachsen wird und später das Medullarrohr mit dem Darmlumen verbindet als Canalis neurentericus, — und eine hintere, über welche sich die ventrale Lippe des Blastoporus schiebt. Die zwischen beiden Öffnungen liegende Partie verdickt sich und wächst später nach hinten aus zu einem langen Ruderschwanz.

Unterdessen hat der Embryo begonnen, sich innerhalb der Eihüllen ununterbrochen langsam zu drehen. Er ermöglicht diese Rotation mit Hilfe

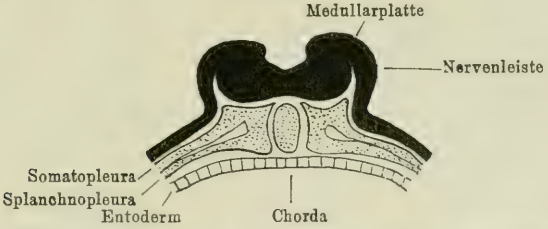
von Cilien, die zahlreich auf seiner Oberfläche vorhanden sind. Durch das Wachsen des Schwanzes wird der Raum in den Eihüllen zu eng, die Drehung hört auf, und schließlich platzt die Schale des Eies, so daß das junge Tier aus einer spaltförmigen Öffnung ausschlüpfen kann, was beim Wasserfrosch etwa 6—7 Tage, beim Grasfrosch 3 Wochen nach der Eiablage geschieht. Die kleine unbehilfliche Froschlarve klebt sich dann mit dem erwähnten Saugnapf, der aber nur eine Anhäufung von Schleimdrüsen ist, an den gallertartigen Laich an, wo sie noch etwas umgeformt wird, bis sie nach Durchbruch der Mundbucht in den Darm mittels des nun vorhandenen Mundes sich selbst ernähren kann; denn bis jetzt stand ihr zum Aufbau ihres Körpers lediglich der vom Ei stammende Dotter zur Verfügung. Nun erst schwimmt sie als junge Kaulquappe frei im Wasser umher.

Ehe wir ihre weiteren Schicksale verfolgen, müssen wir noch die Umwandlungen ins Auge fassen, welche im Innern des Keimes während dieser Zeit vor sich gehen, und wir tun dies am besten in der Weise, daß wir die Weiterbildung der einzelnen Keimblätter getrennt betrachten.

7. Organe des äußeren Keimblattes.

Das zentrale Nervensystem. Das aus dem Ektoderm entstandene Medullarrohr wird zum Rückenmarksrohr, sein vorderer Abschnitt zum Gehirn. Wir haben gesehen, wie sich die Medullarfalten einander näherten

Fig. 60.



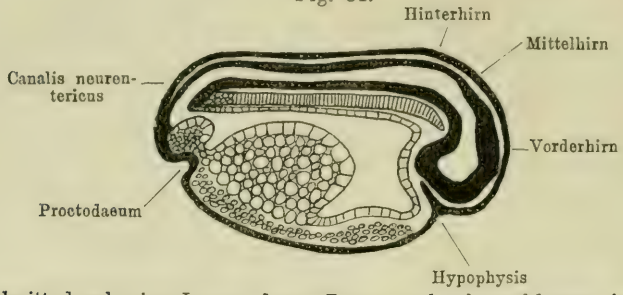
Querschnitt durch die Mitte des Embryos (n. Morgan).

und zu einem Rohr schlossen. Dabei verschmelzen ihre Ränder, und allmählich löst sich das übrige Ektoderm vom Rückenmark los, so daß dieses nun getrennt von der äußeren Körperbedeckung dicht oberhalb der Chorda den Körper des Embryos durchzieht, nachdem es in seiner Gesamtheit unter die Hautoberfläche gesunken ist. Die Teile des Ektoderms, welche seine Bildung eingehen, waren schon vorher bedeutend verdickt, weshalb das Rückenmarksrohr gleich von vornherein im Verhältnis zu seinem Lumen ziemlich starke Wände erhält, die bald noch auf Kosten des von ihnen eingeschlossenen Kanals wachsen, so daß dieser schließlich nur mehr als der unscheinbare Canalis centralis des definitiven Rückenmarks zurückbleibt.

Die Bildung des Medullarrohres veranschaulicht ein Vergleich der Fig. 60 mit Fig. 62.

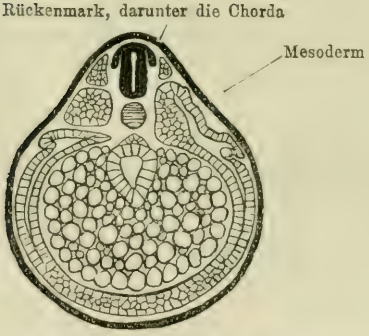
Der vordere Teil des Medullarrohres ist bläschenförmig erweitert und schließt sich erst sehr spät, worauf er durch eine Einschnürung, der bald eine weiter vorn gelegene folgt, in drei Abschnitte gegliedert wird, welche

Fig. 61.



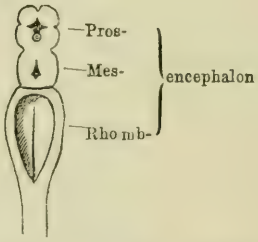
Sagittalschnitt durch eine Larve, deren Darm noch abgeschlossen ist (n. Marshall aus Morgan).

Fig. 62.



Querschnitt durch die Mitte eines Embryo (n. Marshall aus Morgan).

Fig. 63.



Schema der drei primären Hirnbläschen (nach Chun-Leuckarts Wandtafeln).

die drei primären Hirnbläschen heißen. Ihre Namen haben wir schon bei der Besprechung des Gehirns kennen gelernt; sie sind von hinten nach vorn: Das Rhombencephalon, das Mesencephalon und das Prosencephalon, oder das primäre Hinter-, Mittel- und Vorderhirn (Fig. 63). Ein sagittaler Längsschnitt durch einen Embryo in diesem Stadium zeigt ferner, daß das vordere Ende des Medullarrohres rechtwinklig gegen den übrigen Teil nach abwärts gebogen ist (Fig. 61). Dort ist dann auch zu sehen, wie das hintere Ende des Rückenmarkkanals durch den erwähnten Canalis neurentericus mit dem Darmlumen kommuniziert.

Alsbald wölben sich aus dem primären Vorderhirnbläschen nach vorn zu die beiden Großhirnhemisphären hervor, während ihm seitlich zwei Bläschen, die oben genannten Anlagen der Augen entsprossen. Sein dem Mittelhirn zugewandter Teil wird zugleich zum Zwischenhirn, in welchem der ursprüngliche Kanal des Medullarrohres als III. Ventrikel zurückbleibt. Eine dorsale Ausstülpung wird zum Zirbelstiel, eine ventrale zum Infundibulum.

Das mittlere der drei primären Hirnbläschen wird zum Mittelhirn, aus dem sich dorsal die beiden Lobi optici differenzieren. Das Lumen des von ihm umschlossenen Medullarkanals wird auf den Aquaeductus Sylvii reduziert.

Aus dem Rhombencephalon entsteht die Medulla oblongata, das Kleinhirn und der Isthmus rhombencephali. An diesem hintersten der primären Hirnbläschen bleibt die Medullarfurche am längsten offen, wie sie ja auch später, wenn sie hier zur Rautengrube geworden ist, nur von einem sehr dünnen Häutchen bedeckt ist, das dann nach vorn in das stärkere Cerebellum übergeht.

Die peripheren Nerven nehmen ihre Entstehung von Nervenleisten, welche aus den rechts und links von der Medullarplatte liegenden emporgerichteten Streifen des Ektoderms hervorgehen. Diese Nervenstreifen werden zusammen mit dem Rückenmarksrohr von der äußeren Haut abgeschnürt, so daß sie zu beiden Seiten von dessen oberem Rande vorspringen (Fig. 60 u. 62). Allmählich verdicken sich einzelne Stellen der Leisten, während die dazwischen liegenden Teile aufgelöst werden, und es entstehen die Ganglien der dorsalen Spinalnervenwurzeln, von denen die Nervenfasern dann in den Körper des Tieres weiterwachsen, nachdem sie sich mit denen der aus dem Rückenmark kommenden ventralen Wurzeln vereinigt haben.

Fig. 64.

Schema der Bildung der Augen aus dem vordersten der drei primären Hirnbläschen. Links ein früheres Stadium, rechts der fertiggestellte sekundäre Augenbecher.

Die Sinnesorgane. Die Sehorgane. Die beiden seitlichen Anschwellungen des vordersten der primären Hirnbläschen erweisen sich auf einem Schnitt ebenfalls als hohl. Sie sind die sogenannten primären Augenblasen, welche durch einen hohlen Stiel, den späteren Opticusnerv, mit der Hirnanlage zusammenhängen. Bei ihrem weiteren Wachstum erreichen sie, die ja mit dem übrigen Medullarrohr unterdessen unter die Hautoberfläche gesunken waren, die seitliche Körperwand, worauf sich in deren Ektoderm eine Verdickung bildet, die einen Hohlraum enthält und sich von der äußeren Haut als Linse abschnürt. Währenddessen hat sich die der Linse zugekehrte Wand des Augenbläschens verdickt und beginnt sich einzustülpen, so daß der frühere Hohlraum schließlich ganz verdrängt wird, indem sich der eingestülpte Teil dicht auf den übrigen legt. Die Linse verschließt dann die vordere Öffnung der so entstandenen sekundären Augenblase, des Augenbechers, deren

Innenblatt sich zur Retina differenziert, während ihr Außenblatt das Pigmentepithel bildet. Die über das Auge verstreichende äußere Haut wird an der betreffenden Stelle zur durchsichtigen Cornea (Fig. 64).

Das Gehörorgan jeder Seite legt sich an als eine Verdickung der tieferen Schichten des Ektoderms in der Nähe des Hinterhirns. Diese senkt sich alsbald in Gestalt einer Grube in das Innere des Kopfes ein, die immer tiefer wird und schließlich als ein Bläschen nur noch durch einen dünnen Kanal, den Ductus endolymphaticus, im Zusammenhang mit der Ausgangsstelle steht. Schließlich obliteriert der äußere Teil dieses Kanals, und das Bläschen, in welchem wir die erste Bildung des häutigen Labyrinths zu sehen haben, differenziert sich in die einzelnen Hohlräume des inneren Ohres, während seine Wände zu dessen epithelialer Auskleidung und zu dem Sinnesepithel werden.

Die Nasenhöhle entsteht ebenfalls als eine grubenförmige Verdickung des Ektoderms, über welche dessen äußerste Schicht hinwegzieht. Letztere löst sich auf, und die Wand der Grube wächst zunächst als solider Zapfen in das Innere des Kopfes, bis Hohlräume in ihm auftreten, welche sich zur definitiven Nasenhöhle vereinigen. Die Wände derselben bilden sich an den betreffenden Stellen zur Geruchsschleimhaut um.

Die Seitenorgane. In der Haut der Larven treten die sogenannten Seitenorgane oder Nervenhügel auf (Fig. 65), welche ähnlich wie bei den Fischen in bestimmten Reihen und Gruppierungen angeordnet sind, unter denen besonders die Seitenlinien auffallen, welche am Rumpf dorsal, seitlich und ventral nach hinten ziehen. Die Seitenorgane selbst stehen in Gruppen zusammen und bestehen aus Sinneszellen mit zwischengelagerten Stützzellen. Ein dem etwas unter die Hautoberfläche versenkten kegelförmigen Organ aufsitzendes Röhrchen, in welches von jeder Sinneszelle ein starres cuticulares Haar hineinragt, gestattet dem umgebenden Wasser den Zutritt zu diesen perzipierenden Elementen. Versorgt werden die Seitenorgane des Rumpfes von besonderen Nerven, welche ihren Ausgang von dem Ganglion prooticum commune und von dem Glossopharyngeus-Vagus-Ganglion nehmen; die Seitenorgane des Kopfes dagegen werden innerviert von Zweigen, welche in ihrer Gesamtheit den sogenannten dorsalen Facialis zusammensetzen. Die Funktion dieser Nervenhügel ist noch nicht sichergestellt. Jedenfalls sind sie befähigt, mit ihren starren Sinneshärchen mechanische Reize, Bewegungen des Wassers, zu perzipieren. Ob ihnen die Fähigkeit zukommt, ähnlich den Seitenorganen der Knochenfische als Organe des sogenannten „sechsten Sinnes“ das Tier über die Stärke des auf ihm lastenden Wasserdrucks und damit über seine Entfernung von der Wasseroberfläche zu orientieren, scheint fraglich. — Zur Zeit der Metamorphose gehen die Seitenorgane und die ihnen angehörigen Nerven zugrunde.

Fig. 65.

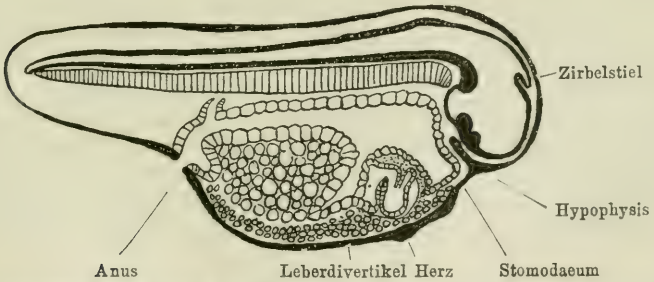
Nervenhügel der Froschlarve (n. Wiedersheim).

Andere vom Ektoderm entstehende Organe. An der Stelle, an welcher die ventrale Lippe des Blastoporus vorwuchs, entsteht eine kleine Längsgrube, die sich mehr und mehr einsenkt und das zwischen ihr und dem Urdarm gelegene Mesoderm zurückdrängt. Schließlich wird sie nur noch durch eine einschichtige Zellwand von dem bis dahin völlig von der Außenwelt abgeschlossenen Darmlumen getrennt; auch diese Scheidewand reißt, und der Darm erhält nunmehr eine hintere Öffnung, einen After (Anus). Das ektodermale Stück des Enddarms nennt man Proctodaeum (*ὁ πρωκτός* = der After). — Bald nach der Fertigstellung des Afters senkt sich die quergestellte Furche, die wir als Mundbucht kennen lernten, tiefer ein und bricht schließlich in den Urdarm durch, so daß dieser nun auch eine Mundöffnung besitzt. Das ektodermale Stück seiner Wand ist das Stomodaeum (*τὸ στόμα* = der Mund). Das die Oberfläche des Embryos bedeckende Ektoderm wird nach entsprechender Umbildung zu der Epidermis des Frosches. Die Pars anterior der Hypophyse des Gehirns wird angelegt als eine Verdickung des Ektoderms vor der Mundbucht. Diese gelangt mit der Zeit in die Tiefe und bildet sich zum definitiven Organ aus. Die Entstehung der Pars posterior dagegen ist insofern fraglich, als sie die einen ebenfalls vom Ektoderm ableiten, andere aber sie aus einem Teile der Darmwand hervorgehen lassen.

8. Organe des inneren Keimblattes.

Aus dem inneren Keimblatt entsteht der definitive Darm mit allen seinen Derivaten. Während einer längeren Zeit ist der Urdarm völlig ab-

Fig. 66.



Sagittalschnitt durch eine Larve mit durchgebrochenem After (n. Marshall aus Morgan).

geschlossen von der Außenwelt und steht nur durch den Canalis neurentericus mit dem Rückenmarksrohr in Verbindung. Zuerst bricht dann der After durch, später, wenn die Larve die Eihüllen bereits verlassen hat, auch die Mundöffnung. Eine ventrale Ausstülpung des Enddarms wird zur Harnblase (Fig. 66). Die Wände des Urdarms bestehen überall aus einer ein-

zigen Schicht von Entodermzellen, mit Ausnahme der ventralen Wand, die von der oberen Fläche der Dottermasse begrenzt wird. Durch die allmähliche Erweiterung des vorderen Teiles des Urdarms wird der Dotter nach hinten gedrängt, wo er seinerseits wieder das Darmlumen einengt. Ein kleines Stück weit setzt sich der Darm hinter dem After fort als sogenannter Schwanzdarm, an den sich der Canalis neurentericus anschließt (Fig. 61, S. 100). Dieser Schwanzdarm verschwindet aber bald nach Durchbruch der Afteröffnung. Beim Darm des fertig ausgebildeten Tieres entspricht die innerste der drei Schichten, die wir dort kennen lernten, die Mucosa, der endodermalen Wand des Urdarms.

Ein ventraler Blindsack des Darmes vor der Dottermasse bildet die Anlage der Leber. Während sich ihre Wand verdickt, rückt sie weiter vom Darm ab, mit dem sie dann nur noch durch einen dünnen Kanal, den späteren Ductus choledochus zusammenhängt. Die Wand der Leber differenziert sich zu dem Leberparenchym, eine ventrale Aussackung an ihr wird zur Gallenblase mit dem Ductus cysticus. — Das Pankreas entsteht aus zwei ventralen und einer dorsalen Anlage; die dorsale erscheint als Verdickung der Darmwand in der Gegend der Lebereinmündung, die beiden ventralen als seitliche Ausstülpungen des Leberganges selbst. Allmählich verschmelzen diese einzelnen Teile und bilden sich zu dem fertigen Organ aus, das durch die Ductus pancreatici mit dem Lebergang kommuniziert.

Verdickungen der Seitenwände des Anfangsdarms sind die Anlagen der Kiemenspalten, die zuerst in der Zahl von drei Paaren erscheinen. Hinter diesen entstehen jederseits noch zwei Paar, so daß die Froschlarve deren im ganzen fünf Paar aufweist, wenn sie aus den Eihüllen schlüpft. Sie bilden dann senkrechte doppelschichtige Scheidewände, welche von der Darmwand bis zum Ektoderm verstreichen und mit letzterem verschmelzen. Später öffnen sich die Kiemenspalten durch Auseinanderweichen der beiden Blätter der Scheidewände, und zwar zuerst die zweite und dritte, dann die erste, endlich die vierte. Vor der ersten liegt noch eine Spalte, die Hyomandibularspalte, so daß es tatsächlich fünf sind, aber diese bricht nicht nach außen durch, sondern begibt sich ins Innere der Schädelanlage und wird zur Paukenhöhle. Zwischen den einzelnen Spalten liegen die in der Hauptsache mesodermalen Kiemenbögen: zwischen Hyomandibular- und erster Spalte der Hyoidbogen, vor der Hyomandibularspalte der Kieferbogen, hinter den vier übrigen Kiemenspalten vier entsprechend numerierte Kiemenbögen.

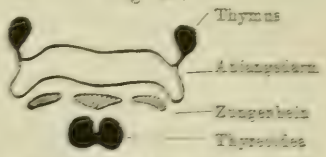
Nachdem die Froschlarve in das freie Wasser gelangt ist, werden auch die Lungen als ein paar dünnwandige Taschen auf der Ventralseite des Vorderdarms gebildet.

Jetzt nehmen auch alle jene kleineren Derivate des Anfangsdarms ihren Ursprung von demselben. Hier seien nur die Schilddrüse und die Thymus erwähnt. Die erstere erscheint als eine unpaare Grube in der ventralen Wand des Pharynx, die solide wird, sich abschnürt und, nachdem sie durch die Copula des Zungenbeins ganz von dem Darm getrennt worden ist, sich

in zwei symmetrische Hälften teilt, die sich zur definitiven paarigen Drüse umbilden. Die Thymus entsteht von vornherein paarig aus der dorsalen Darmwand. Später dringen mesodermale Elemente in sie ein (Fig. 67).

Schließlich sei hier noch ein Gebilde erwähnt, das sich ziemlich früh von der dorsalen Wand des Urdarms ventral von der Chorda abgliedert. Das ist die Hypochorda (Subchorda, subchordaler Strang), die in einem Kopf- und einem Rumpfabschnitt auftritt (Fig. 62, S. 100, über der dorsalen Darmwand). Während ersterer bald schwindet, entstehen in letzterem Hohlräume, doch verfällt auch sie schließlich der Auflösung. Nach Klaatsch ist die Hypochorda ein Rudiment der bei dem niedersten Wirbeltier, dem Lanzettfischchen (Branchiostoma, früher Amphioxus) und den nächsten Verwandten der Wirbeltiere, den Tunicaten (Manteltiere), noch funktionierenden Epibranchialrinne.

Fig. 67.



Schema der Bildung von Thyreoidea und Thymus (n. Chun-Leuckarts Wandtafeln).

9. Organe des mittleren Keimblattes.

Durch die Chorda dorsalis wird die zuerst einheitliche Mesodermplatte, welche über dem Urdarm liegt, in zwei seitliche Hälften gespalten. Wie wir sahen, umwachsen diese den Darm und verschmelzen auf der ventralen Seite miteinander. Rechts und links von der Chorda sind sie am stärksten, indem sie dort dicke Zellpolster bilden, während ihre lateralen Teile nur dünne zweischichtige Blätter darstellen. Nach kurzer Zeit trennen sich jene Zellpolster von den Seitenteilen und werden fortan als Ursegmentplatten von jenen, den Seitenplatten, unterschieden.

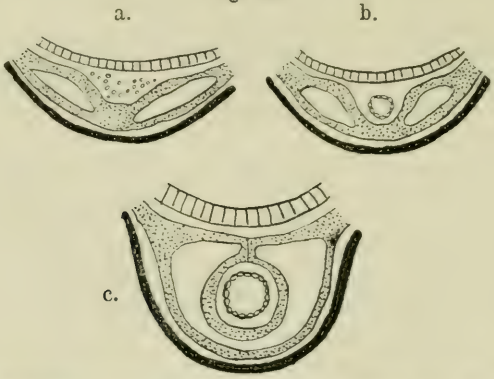
Sobald die Bildung des Nervenrohrs aus dem Ektoderm erfolgt, zerfallen die Ursegmentplatten in eine Anzahl von würfelförmigen Segmenten (segmentum = das abgeteilte Stück), die Urwirbel oder Somiten (= Körperabschnitte). Aus diesen gehen später die die Chorda umgebenden und allmählich einschnürenden Wirbelkörper und deren Fortsätze, sowie die Rumpfmuskulatur hervor. Es entsprechen aber die Urwirbel nicht den einzelnen definitiven Wirbeln, vielmehr entsteht jeder der letzteren aus dem hinteren Abschnitt des vorangehenden und dem vorderen Abschnitt des folgenden für ihn in Betracht kommenden Urwirbels.

Jene Segmentierung greift nicht auf die inzwischen völlig von den Ursegmentplatten getrennten Seitenplatten über. In diesen entsteht vielmehr rechts und links vom Darm durch Auseinanderweichen ihrer beiden Schichten je ein einheitlicher Hohlraum, das Coelom, die sekundäre Leibeshöhle im Gegensatz zur primären, welche in der Furchungshöhle verkörpert war. Die beiden Blätter des Mesoderms aber werden zu der Somatopleura und der Splanchnopleura. Oberhalb des Darmes und der übrigen sich bildenden Eingeweide berühren sich beide inneren Mesodermlamellen und werden zu

dem Mesenterium. Ventral bleiben die Seitenplatten zunächst solide, allmählich dringt das Coelom aber auch in diesen Teil. Es wird ebenso wie oberhalb des Darmes nun auch unterhalb desselben ein Mesenterium angedeutet, das aber aufgelöst wird, so daß die rechte und linke Coelomhälfte unter dem Darm miteinander in offene Verbindung treten, wie wir es ja auch beim ausgewachsenen Frosch vorfanden.

Aus dem so differenzierten Mesoderm entsteht das Stütz- und Bindegewebe des Körpers, also Knorpel, Knochen, Fettgewebe und eigentliches Bindegewebe, die Muskulatur einschließlich der Eingeweidemuskulatur, — die Muscularis und die Serosa des Darms sind mesodermaler Herkunft — sowie das Herz, die Blutgefäße und der Urogenitalapparat.

Fig. 68.

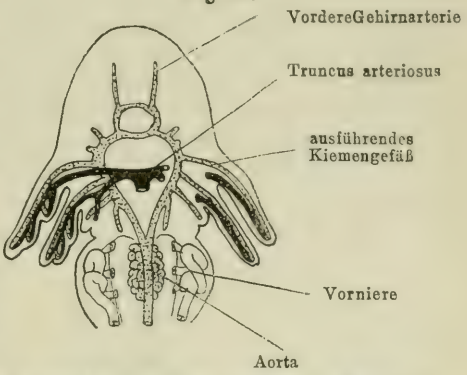


Drei Entwicklungsstadien des Froschherzens (n. Morgan).

Herz und Blutgefäße. Vor dem Leberblindsack des Darmes verdickt sich rechts und links von der Mittellinie das den Darm ventral umfassende Mesoderm. In den beiden dadurch entstehenden Zellplatten treten Hohlräume auf, die vorn und hinten mit dem Coelom kommunizieren (Fig. 68a). Zwischen dem in der Mitte der beiden Zellplatten übrig bleibenden einfachen Mesoderm und der ventralen Wand des Darmes liegen zahlreiche Zellen, Mesenchymzellen, welche aus dem Entoderm stammen sollen. Sie ordnen sich zu einem Rohr an, welches die Grundlage des späteren Herzens abgibt (b). Das Rohr wird allmählich umschlossen von den splanchnischen Schichten der beiden Zellplatten, welche sich verdicken und zur Muscularis des Herzens umbilden. Das von dem Mesenchym gebildete Rohr dagegen wird zum Endothel des Herzens. Die beiden Coelomsäcke rechts und links neben dem Herzen wachsen immer mehr um dasselbe herum, bis sie es völlig umfassen, so daß es nur noch an einem dorsalen Mesenterium aufgehängt erscheint, das also ähnlich entsteht, wie das des Darmes. Ventral treten auch hier die beiden Leibeshöhlenabschnitte in Kommunikation miteinander, worauf der nun einheitliche Coelomsack um das Herz herum das Perikard bildet (c).

Wenn das zuerst gerade Herzrohr weiterwächst, reicht der Raum für dasselbe nicht mehr aus, und es biegt sich infolgedessen S-förmig, wodurch der Grund gelegt wird für die spätere Differenzierung in verschiedene Abteilungen (Fig. 66, S. 103).

Fig. 69.



Kopfgefäße der Kaulquappe (n. Marshall).

Aus dem Dotter kommen zwei Darmlebervenen, die sich unterdessen ebenfalls mesodermal gebildet haben, und vereinigen sich vor ihrem Eintritt in das Herz zu dem Sinus venosus. Ferner münden rechts und links in diesen Sinus die beiden durch den Zusammenfluß je einer vorderen und hinteren Cardinalvene entstandenen Ductus Cuvieri. Von dem Herzen wird das Blut nach vorn geführt durch einen zunächst einheitlichen Stamm, der sich dann in zwei seitliche Äste gabelt, welche ihrerseits wieder Zweige nach der inzwischen entstandenen Kieme schicken. Es sind schließlich auf jeder Seite fünf solche Kiemenarterien (Aortenbögen) vorhanden, von welchen sich die ersten vier innerhalb der Kiemen kapillar auflösen und sich dann wieder zu der dorsalen Aorta descendens vereinigen (Fig. 69). Bei den lungenatmenden Wirbeltieren werden im allgemeinen sechs solcher Arterienbögen angelegt; beim Frosch dagegen nur fünf, da der II. völlig fehlt. Der VI., also der V. vorhandene, führt nach den Lungen und wird nach der Umwandlung der Larve in den Frosch zur A. pulmonalis. Der V. oblitteriert vollkommen, der IV. rechts und links bleiben als Bogen der Aorta descendens bestehen, aus dem III. wird die Carotis interna, aus dem I., der sich zur ventralen Fortsetzung des III. umbildet, die Carotis externa (Fig. 70).

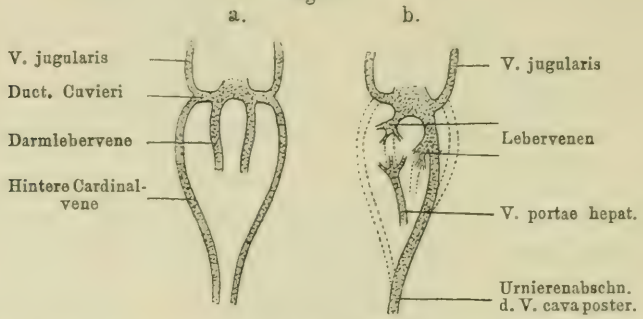
Fig. 70.

Schema der embryonalen Arterienbogen und ihrer Umwandlung beim Frosch (n. Boas).

Verfolgen wir das Schicksal des embryonalen Venensystems weiter, so sehen wir, daß sich die aus dem Dotter kommenden Gefäße zurückbilden und Darm- und Eingeweidevenen dafür in Kommunikation mit den Darmlebervenen treten. Die letzteren lösen sich innerhalb der Leber in ein Kapillarnetz auf, so daß von nun ab ihre aus der Leber kommenden Abschnitte die Lebervenen repräsentieren. Während der in die Leber einmün-

dende Teil der rechten Darmlebervene rückgebildet wird, bildet sich der entsprechende der linken Seite zur Pfortader aus. Auch der vordere aus dem Kapillarnetz der Leber entspringende Venenabschnitt der rechten Seite bleibt nicht reine Lebervene, sondern nimmt an der Bildung der V. cava posterior teil, deren caudaler Abschnitt durch Verschmelzung der hinteren Kardinalvenen in der Gegend der beiden Urnieren entsteht. Die Teile dieser Kardinalvenen, welche vor jener Verschmelzungszone liegen, atrophieren, doch kann hin und wieder wenigstens die der linken Seite sich als ein schwaches Gefäß, sogenannte V. azygos, auch beim erwachsenen Frosch erhalten. Die Ductus Cuvieri haben wir bereits beim ausgewachsenen Frosch als vordere Hohlvenen angetroffen (Fig. 71).

Fig. 71.

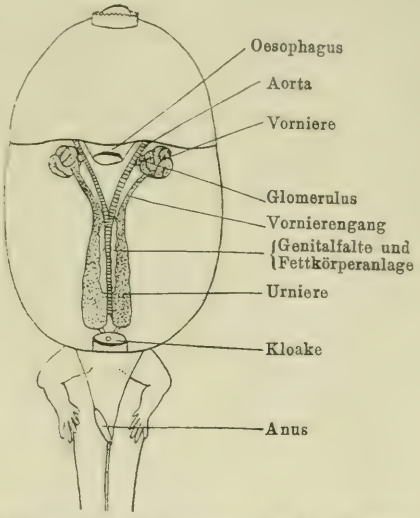


Schema der Entwicklung und Umbildung der Hauptvenenstämme im Bereich der hinteren Körperhälfte. Ansicht von der Dorsalseite (n. Goette aus Gaupp).

Die Exkretionsorgane. Die Exkretion der jungen Larve erfolgt durch die Vorniere (Pronephros). Diese wird in embryonaler Zeit angelegt als eine Verdickung der somatischen Schicht der mesodermalen Seitenplatten in der Gegend des zweiten Urwirbels. In dieser Verdickung tritt ein Hohlraum auf, der sich schließlich in drei vielfach gewundene Kanälchen gliedert, die einerseits mit der Leibeshöhle durch Nephrostome in Verbindung treten, andererseits durch einen horizontalen Sammelkanal in einen Ausführungsgang, den Vornierengang (Segmentalgang) münden, der sich schließlich in den Enddarm öffnet (Fig. 69 u. 72). Eine Verdickung der Splanchnopleura gegenüber den Nephrostomen der Vorniere wird zum Glomerulus derselben, indem sie sich mit Blut füllt und wahrscheinlich direkt in Beziehung zu dem in ihrer Nähe verstreichenden Aortenbogen tritt. Erst später entwickelt sich die definitive Niere des Frosches caudalwärts von der Vorniere aus der dorsalen Leibeshöhlenwand. Es werden dort eine ganze Anzahl von Nierenkanälchen angelegt, welche zuerst alle durch Wimpertrichter mit der Leibeshöhle kommunizieren; dann treten aber die Glomeruli auf, und es bilden sich die Nierenkörperchen, während die Nephrostomen den Zusammenhang mit den Nierenkanälchen aufgeben und nun in

das Venensystem einmünden, wie wir schon bei der Besprechung des Baues der Harnkanälchen sahen. Die Harnkanälchen münden mit ihrem distalen Ende in Sammelkanäle, welche schließlich das Exkret an den Vornierengang abgeben, dessen caudaler Teil so zum Ausführungsgang der definitiven Niere wird, während er rostral vor derselben ebenso wie die embryonale Vorniere verkümmert. Zum Unterschied von dieser nennt man die definitive Niere des Frosches auch Urniere (Mesonephros), und es sei hier darauf hingewiesen, daß diese auch bei den höheren Wirbeltieren nur in der Jugend tätig ist, dagegen später durch die bleibende Niere (Metanephros) mit einem eigenen neu entstandenen Ausführungsgang, dem Ureter, ersetzt wird. Der Ausführungsgang der Urniere ist bei ihnen, wie beim Frosch der Urnierengang (Wolff'scher Gang).

Fig. 72.



Vornieren und Urnieren der Kaulquappe (n. Marshall u. Bless aus Gaupp).

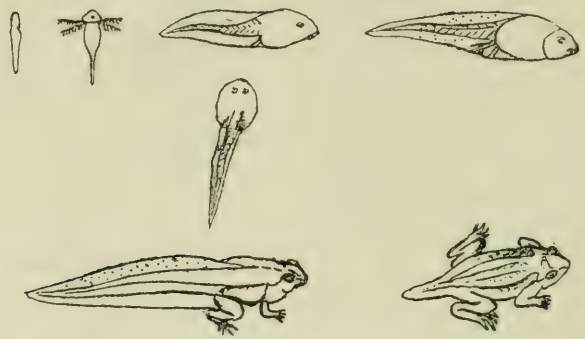
Die Geschlechtsorgane. Die Geschlechtsdrüsen entstehen aus dem Mesoderm des Mesenteriums ventral der Aorta. Von den Glomeruluskapseln wachsen bei beiden Geschlechtern eine Anzahl feiner Gänge, die Genitalkanäle, in die Keimdrüsen. Beim Männchen werden diese innerhalb des Hodens zwischen den inzwischen aufgetretenen Zellnestern zu dem intratestikulären, außerhalb desselben aber zum extratestikulären Hodennetz, das die Gonade mit der Urniere verbindet. Innerhalb der Niere bilden die Genitalkanäle durch Verschmelzung den im medialen Rande verlaufenden Bidder'schen Längskanal. Beim Weibchen liegen die Verhältnisse zuerst ähnlich, dann geht das extraovariale Netz der Genitalkanäle zugrunde. Der Längskanal in der Niere wird aber trotzdem gebildet. Der Müller'sche Gang sollte sich nach älteren Arbeiten von dem Vornierengang herleiten, so daß aus diesem also bei beiden Geschlechtern ein Wolff'scher und ein Müller'scher Gang entständen. Neuere Untersuchungen von MacBride und Jungersen deuten aber darauf hin, daß der Müller'sche Gang selbständig aus dem Peritoneum hervorgeht.

10. Die fernere Entwicklung der Froschlarve und die Metamorphose.

Wir haben gesehen, wie die 1—3 Wochen alten Larven aus den Eihüllen ausschlüpfen und sich mit Hilfe ihrer unter der Mundöffnung gelegenen Klebdrüsen, den sogenannten Saugnäpfen, an der Gallerte des Laichs

anheften. An den Kiemenbögen bilden sich jetzt durch Vorwachsen von Hautstellen äußere Kiemen aus, welche zu mehreren Büscheln in das umgebende Wasser hervorragen. Bei unseren echten Fröschen sind es zwei bis drei, beim Laubfrosch nur ein Paar. Innen sind sie von den zu- und abführenden Blutgefäßen mit ihren Kapillaren durchzogen. Die Augen werden deutlich sichtbar, die Mundöffnung bricht durch, und der seitlich komprimierte Schwanz nimmt seine definitive Gestalt an, indem ihn ein durch Faltung der Haut gebildeter unpaarer Flossensaum umgibt. Über die Kiemen wachsen jetzt Hautfalten, so daß sie unter diesen verborgen sind wie die Kiemen eines Fisches unter dem Kiemendeckel. Diese Hautfalten schließen die Umgebung der Kiemen völlig von der Außenwelt ab, und das durch den Mund aufgenommene, die schon seit längerer Zeit durchgebrochenen Kiemenspalten passierende Atemwasser kann nur durch eine rundliche Öffnung, das Kiemenloch (Spiraculum), nach außen gelangen. Dieses Kiemenloch

Fig. 73.



Die Metamorphose des Frosches (n. Gadow).

liegt nicht genau in der Mediane des Körpers, sondern ziemlich weit links davon, was zur Folge hat, daß sich das Atemwasser der rechten Kiemenhöhle durch einen Kanal auf die linke Seite begeben muß. Von dieser Asymmetrie des Kiemenloches wird die Afteröffnung insofern in Mitleidenschaft gezogen, als sie nun ihrerseits etwas mehr nach rechts verschoben ist. Die äußeren Kiemen bilden sich zurück und werden durch innere, in zwei Reihen an jedem Kiemenbogen auftretende ersetzt.

Die Kaulquappen schwimmen mit Hilfe des Ruderschwanzes jetzt frei im Wasser umher und nähren sich von tierischer sowohl als pflanzlicher Kost, die sie vermöge eigenartiger Hornränder, die ihre Mundöffnung umsäumen, benagen. Der Darmkanal ist zu bedeutender Länge herangewachsen und hat sich spiralig aufgerollt. Vielleicht ist der pflanzliche Bestandteil der Nahrung der Grund, weshalb der Darm im Verhältnis zur Körpergröße beträchtlich länger ist als bei dem ausgewachsenen Frosche, denn wir finden

auch sonst im Tierreich bei Pflanzenfressern relativ längere Verdauungskanäle als bei Fleischfressern. Es erscheinen nun auch die hinteren Extremitäten an der Grenze zwischen Rumpf und Schwanz. Sie werden angelegt als kleine Verdickungen der Körperoberfläche und differenzieren sich allmählich in die Teile, die wir am fertigen Hinterfuße des Frosches finden. Von den Vorderextremitäten ist an der Kaulquappe äußerlich noch nichts zu sehen. Sie entstehen aber gleichzeitig mit den hinteren und auf ähnliche Weise in den caudalen seitlichen Winkeln der Kiemendeckel. Schließlich brechen sie, wenn sie ebenso wie die Hinterextremitäten ihre definitive Form erlangt haben, plötzlich unter Vermittlung von rundlichen, verdünnten Stellen der Kiemendeckel, den Opercularlöchern, nach außen durch. Die bis dahin noch vorhandene Flimmerung der Epidermiszellen hört jetzt auf. Zu dieser Zeit gehen auch die inneren Kiemenblättchen verloren, und die Lungenatmung, die schon etwas vorher eingesetzt hatte, bleibt neben der uns bekannten Hautatmung allein übrig. Der Hornschnabel fällt ab, da an dem bis dahin knorpeligen Primordialschädel feste Knochen auftreten, die auch die Ränder der Mundspalte stützen. Der Darm verkürzt sich und legt sich in die definitiven Windungen. Die für die betreffende Froschart typische Zeichnung tritt in der Haut hervor, und nach mehreren Tagen wird endlich auch der lange Ruderschwanz verkürzt dadurch, daß seine Zellen einbezogen und zum Aufbau anderer Teile des sich vergrößernden Körpers benutzt werden. Sobald der Schwanz bis auf einen kurzen Rest absorbiert ist, steigen die Tiere als kleine Fröschchen ans Land und wachsen unter weiterer Rückbildung des Schwanzes bis zum völligen Verschwinden desselben heran zu ihrer definitiven Größe.

Diese Umbildung, welche wir nun in ihren wesentlichsten Zügen kennen gelernt haben, heißt Metamorphose. Von dem Ausschlüpfen aus dem Ei bis zum Verlassen des Wassers brauchen die Frösche durchschnittlich etwa drei Monate. Die Metamorphose ist dadurch besonders gekennzeichnet, daß das Tier in den ersten Epochen seines Lebens völlig an den Aufenthalt im Wasser angepaßt ist, was sich vor allem in der Anwesenheit von Kiemen mit ihren Blutgefäßen zeigt, während der Frosch später luftatmend wird, wobei die nun in Tätigkeit tretenden Lungen eine völlige Umordnung der respiratorischen Gefäße bedingen, die wir ja schon weiter oben kennen gelernt haben. Aber auch sonst zeigen die im Wasser lebenden Larven große Unterschiede gegenüber dem ausgewachsenen Frosch. Es sei hier nur an die Extremitätenlosigkeit und den langen Ruderschwanz erinnert, und ferner an die Anpassungen der Larve an eine gemischte Kost, die sich in den Hornlippen und einem relativ sehr langen Darm kund gibt. Der erwachsene Frosch dagegen besitzt keinen Schwanz mehr, ist dafür aber mit um so kräftigeren Extremitäten ausgerüstet; als reiner Insektenfresser besitzt er einen relativ kurzen Darm und ist durch besondere Einrichtungen seines Maules, wie die vorschnellbare Zunge, die zum Festkleben der Beute dienenden Munddrüsen und die als Widerhaken funktionierenden Zähne der neuen Art der Ernährung trefflich angepaßt.

Technische Bemerkungen. Das Eindringen der Spermatozoen in die Eier und die Bildung des II. Richtungskörpers, sowie die darauf folgende Furchung kann man sich leicht zur Anschauung bringen, wenn man aus dem Ovarium eines reifen, durch Zerstörung der Medulla oblongata mittels eines Messerstiches getöteten Weibchens Eier entnimmt und ihnen unter Wasser in einem Uhrschälchen reife Spermatozoen eines ebenso behandelten Männchens zusetzt, (wobei es tunlich ist, den Hoden vorher in einem besonderen Uhrschälchen mit Wasser zu zerschneiden, und nur wenig von diesem zu den Eiern zu bringen, damit nicht eine unverhältnismäßige Überzahl von Samenelementen den Versuch problematisch macht). Unter mehrmaliger Erneuerung des Wassers kann man dann die befruchteten Eier lange Zeit am Leben erhalten, indem man sie in eine feuchte Kammer bringt, um das Wasser vor dem Verdunsten zu schützen. Als feuchte Kammer dient ein mit Wasser gefüllter Teller, in den das Gefäß mit den Eiern gesetzt wird, worauf man durch eine aufgesetzte Glasglocke die Luft absperrt. Die Entstehung der Medullarfalten beobachtet man bei auffallendem direktem Sonnenlicht mit schwacher Vergrößerung. Die Anatomie der Kaulquappen wird unter der Lupe mit Hilfe von Nadeln, Pincette und feiner Schere untersucht. Morgan empfiehlt zur Konservierung der Eier und Embryonen eine gesättigte Lösung von Pikrinsäure in 70prozentigem Alkohol mit Zusatz von zwei Prozent Schwefelsäure. Bei den Furchungsstadien genügt es, die äußeren Eihüllen mit einer Nadel aufzuschneiden, während die älteren Embryonen mit scharfen Nadeln in der Konservierungsflüssigkeit von den Hüllen befreit werden müssen. Nach drei bis fünf Stunden werden die Objekte in mehrmals zu wechselnden 70prozentigen Alkohol übertragen, dann in 80prozentigen, in welchem sich die innere Eimembran langsam ablöst und entfernt werden kann. Aufbewahrt werden sie dann in 85—90prozentigem Alkohol. — Für Totopräparate der Furchungsstadien genügt es, dieselben in Formol zu bringen, wo sie dann auch aufbewahrt werden.

III. Die hauptsächlichsten Parasiten des Frosches.

Wie jeder höhere lebende Organismus, so wird auch der Frosch von einer Anzahl Schmarotzern heimgesucht, die in seinem Innern meist auf Kosten irgendwelcher Gewebe sich für längere oder kürzere Zeit einnisten. Die hauptsächlichsten Vertreter dieser Parasiten wollen wir uns im folgenden kurz ansehen. Sie rekrutieren sich aus den niedersten Tierstämmen, und zwar eigentlich nur aus zweien beim Frosch, aus dem Stamm der Protozoen oder Einzelligen und aus dem Stamm der Würmer. Auf die zahlreichen Bakterien, welche im Körper des Frosches vorkommen, wollen wir hier nicht eingehen.

Fig. 74.

Trypanosoma sanguinis Gruby (n. Grobben).

Fig. 75.

Trichomonas batrachorum Perty (n. Grobben).

Fig. 76.

Opalina ranarum (n. Zeller).

Protozoa. Klasse: Flagellata (Geißelträger). Kernhaltige Zellen mit einer oder mehreren Geißeln.

Trypanosoma sanguinis Gruby. Im Blute. Mit einer Geißel. Ausgezeichnet durch eine längsverlaufende undulierende Membran (Fig. 74). Verwandt

mit ihm sind die Trypanosomen, welche in Südafrika die Naganaseuche (Tsetsekrankheit) der Huftiere erzeugen, und ebenso die Erreger der jetzt so vielerörterten Schlafkrankheit. Den Fröschen scheint ihre Anwesenheit nicht allzu schädlich zu sein.

Trichomonas batrachorum Perty. Im Darmkanal. Besitzt drei Geißeln und eine undulierende Membran (Fig. 75). Beim Menschen findet sich ebenfalls ein unschädlicher Verwandter dieser Form.

Klasse: Ciliata (Infusoria). Mit zahlreichen Cilien bekleidete hochdifferenzierte Zellen.

Ordnung: Holotricha. An ihrer ganzen Oberfläche mit in parallelen Reihen stehenden Cilien versehene Infusorien.

Opalina. Besitzt zahlreiche Kerne. Eine kontraktile Vakuole, die den freilebenden Ciliaten zukommt, fehlt bei diesem Parasiten. Sehr gemein.

O. ranarum Ehrbg. (Fig. 76) im Enddarm des Grasfrosches.

O. dimidiata } im Wasserfrosch.
O. Zelleri }

O. obtrigona im Laubfrosch.

Ordnung: Heterotricha. Körper mit in Längsreihen gestellten Wimpern ganz bedeckt. Adorale Wimperzone.

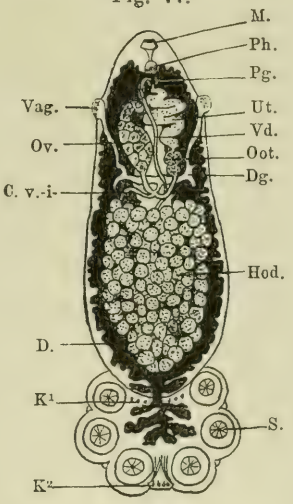
Balantidium entozoon Clp. u. Ladm. Im Darm des Wasser- und Grasfrosches. Viel kleiner als Opalina. Am vorderen Ende des birnförmigen Körpers eine Zone von stärkeren Wimpern, welche nach einer Art Mundöffnung der Zelle hinzieht (adorale Wimperzone). Zwei kontraktile Vakuolen.

Vermes (Würmer). Scolecida (niedere Würmer).

Klasse: Platyhelminthes (Plattwürmer). Ordnung: Trematodes (Saugwürmer). Unterordnung: Heterocotylea. Würmer mit Haftscheibe. Direkte Entwicklung.

Polystomum integerrimum Fröl. In der Harnblase des Grasfrosches (Fig. 77). Platte Würmer von 0,4—0,5 cm Länge, die an ihrem Hinterende eine große mit drei Paaren von Saugnäpfen (S) ausgestattete Haftscheibe tragen. Daneben finden sich noch vorn (K^1) und hinten (K^2) an dieser Scheibe Klammerhaken, mit deren Hilfe die Tiere sich an den dünnen Wänden der Harnblase des Frosches befestigen. Der Mund (M) mündet in einen kurzen Oesophagus mit muskulösem Pharynx (Ph), hinter welchem der blindgeschlossene, vielfach verzweigte Magendarm (D) beginnt, der den ganzen Körper des Tieres durchzieht und bis in die Haftscheibe hineinragt. Da die Trematoden zu den sogenannten parenchymatösen Würmern gehören, so fehlt ihnen eine Leibeshöhle; der Darm stößt vielmehr allseitig direkt an die Körperwand, soweit nicht andere Organe dazwischen liegen. Das Nervensystem ist sehr einfach; es besteht in der Hauptsache aus einem dorsal vom Oesophagus gelegenen Cerebralganglion, das eine Art Gehirn darstellt, und einer Anzahl von diesem ausgehender Nervenstränge, welche den Körper durchziehen. Die Bewegungen ermöglicht das Tier durch seinen Hautmuskelschlauch, der sich aus Ring- und Längsmuskeln zusammensetzt, welche dicht unter der Körperhaut liegen und mit dieser verwachsen sind. Zu den genannten Muskeln kommen noch schräge, welche besonders in dorso-

Fig. 77.



Polystomum integerrimum Fröl. (n. Hertwig). Das Vas deferens wurde der Deutlichkeit halber über die weiblichen Geschlechtsorgane gezeichnet.

ventraler Richtung die Spalten zwischen den einzelnen Organen und ihren Teilen ausfüllen und zusammen mit wenig Bindegewebe eben jenes Körperparenchym bilden, nach dem man die parenchymatösen von den andern Würmern, welche eine Leibeshöhle besitzen, unterscheidet. Ein Blutgefäßsystem sowie Atmungsorgane fehlen, da einerseits der Darm durch seine Verzweigungen die Nahrung überall hinbringt, und andererseits der zur Verbrennung derselben nötige Sauerstoff direkt durch die Haut aufgenommen wird, wie das ja bei den meisten niederen Tieren der Fall ist. Der Exkretionsapparat besteht aus zwei Kanälen, welche in den Seiten des Körpers verstreichen und dorsal durch zwei Poren in der Nähe des Vorderendes ausmünden. Auf ihrer ganzen Länge verzweigen sie sich in kleine Seitenkanälchen, die an ihren blinden Enden sogenannte Protonephridien tragen, das sind Zellen mit einer langen Geißel, der Wimperfackel, welche in das Innere des Röhrchens hineinragt und durch ihre Undulationen einen nach außen gerichteten Strom des durch die Kanalwände diffundierenden Exkrets hervorruft. Am kompliziertesten ist der hermaphrodite Geschlechtsapparat gebaut. In der vorderen Körperhälfte liegt das Ovar (Ov.), von dem aus ein mannigfach differenzierter Ovidukt die Eier nach der ziemlich weit vorn gelegenen Geschlechtsöffnung bringt. Bald nach dem Verlassen des Ovars münden in den Eileiter zwei Dottergänge (Dg.), welche die Eier mit Dotterzellen versehen, die in zwei seitlich gelegenen verästelten Dotterstöcken (auf der Figur der Deutlichkeit halber weggelassen) ihre Entstehung nehmen. In die Dottergänge führen zwei Kanäle, welche an den seitlichen Rändern des Körpers sich ins Freie öffnen. Das sind die sogenannten Begattungsgänge (Vag.), deren Öffnung die Bedeutung einer Vagina hat. In ihrem Verlauf sind sie zu einem Receptaculum seminis erweitert. Dicht hinter der Einmündung der Dottergänge in den Ovidukt befindet sich der Ootyp (Oot.), in welchem die Eier nach Aufnahme des Dotters und der Samenfäden aus dem Receptaculum mit Schalen versehen werden, deren Material aus Schalendrüsen stammt, die in den Wänden des Ootyps liegen. Ein in bezug auf seine Herkunft und Bedeutung fraglicher Gang, der Canalis vitello-intestinalis (C. v.-i.) verbindet diesen Teil des Eileiters mit dem Darm. Einige Autoren fassen ihn als Laurer'schen Kanal auf, welcher sich bei anderen Saugwürmern findet; andere aber analogisieren die beiden Begattungsgänge des Polystomum mit dem Laurer'schen Kanal. Das Endstück des Ovidukts ist zu einem geräumigen, vielfach gefalteten Uterus (Ut.) umgestaltet, der in dem vorn gelegenen Porus genitalis (Pg.) ausmündet. Dort ist auch das Ende des Vas deferens (Vd.), des Samenleiters, welcher das Sperma aus dem hinter dem Ovar gelegenen großen Hoden (Hod.) ausleitet.

Im Frühjahr, wenn auch die Brunstzeit des Frosches kommt, werden die Eier des Polystomum reif. Die hermaphroditischen Tiere begatten sich wechselseitig, indem sie sich mit ihren Geschlechtsöffnungen aneinander legen (Fig. 78). Nach erfolgter Befruchtung der Eier legen die Tiere dieselben ab, indem sie ihren Vorderleib aus der Harnblase des Frosches in dessen Kloake drängen. So gelangen die Eier schließlich ins Wasser, wo sie sich innerhalb einiger Wochen zu Larven entwickeln, die, mit einer kleinen Haftscheibe versehen, sich in den unterdessen ebenfalls entwickelten Kiemenhöhlen der Kaulquappen festsetzen und zum Polystomum auswachsen. Wenn dann nach etwa acht Wochen die Kiemen der Kaulquappen rückgebildet werden, wandern die jungen Polystomen durch den Verdauungskanal jener in die Harnblase ein, wo sie erst nach einer Zeit von mindestens drei Jahren geschlechtsreif werden.

Fig. 78.

Zwei Exemplare von Polystomum in Kopulation (n. Hertwig).

Unterordnung: Malacocotylea. Zwei Saugnäpfe. Mit Metamorphose verbundene Heterogonie.

Distomum clavigerum. Im Darm des Gras- und Wasserfrosches. Bauchsaugnapf nur halb so groß als Mundsaugnapf.

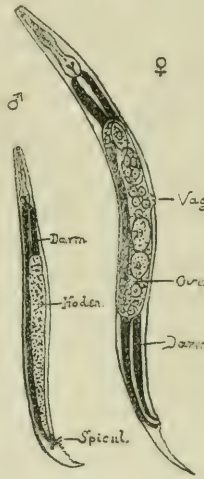
Opisthioglyphe endoloba Duj. Im Darm. Sporocysten in Limnaeus (Teichschnecke) und Planorbis (Tellerschnecke). Zugehörig Cercaria armata.

Gorgodera cygnoides Zed. In der Harnblase. Sporocysten an den Kiemen von Cyclas cornea (Kugelmuschel). Zugehörig Cercaria macrocera.

Paramphistomum subclavatum Goeze. Im Enddarm. Bauchsaugnapf sehr groß, am hinteren Körperende. Mundsaugnapf sehr klein.

Alle diese letztgenannten Würmer sind durch die bei ihnen vorkommende Heterogonie in der Entwicklung bemerkenswert. Darunter versteht man das Abwechseln von verschieden gestalteten Geschlechtsgenerationen miteinander. Die aus ähnlichen, wie die bei Polystomum beschriebenen, hermaphroditen Geschlechtsapparaten hervorgehenden befruchteten Eier dieser Würmer gelangen ins Wasser, wo aus ihnen eine völlig mit Wimpern bedeckte Larve, das Miracidium, auskriecht. Dieses gerät in ein Wirtstier, meist eine unserer Wasserschnecken, wo es sich zu einer Sporocyste umbildet. In dieser entsteht dann aus Keimzellen eine neue Generation, die völlig anders aussieht, nämlich sogenannte Redien, in welchen abermals aus Keimzellen sogenannte Cercarien heranwachsen. Die letzteren sehen schon den Saugwürmern ähnlich, zu denen sie sich nach Abwerfen eines langen Ruderschwanzes und nachdem sie ihren Wirt gewechselt haben, ausbilden. Als neuen Wirt wählen sie einen unserer Frösche. Bei den einzelnen Arten dieser Saugwürmer ist die Entwicklung etwas verschieden von der angegebenen (Looss 1894).

Fig. 79.



Angiostomum nigrovenosum Rud.

Klasse: Coelhelminthes. Ordnung: Nematodes (Fadenwürmer).

Angiostomum nigrovenosum Rud. In der Lunge. Hermaphrodit daselbst.

Im Generationswechsel mit einer freilebenden getrennt-geschlechtlichen Form. Kleine, etwa 3,5 mm lange fadenförmige Würmer mit deutlicher Leibeshöhle zwischen Darm und Körperwand. Hautmuskelschlauch aus Ring- und Längsmuskelschicht. Zum Saugen eingerichteter Oesophagus mit zwei Anschwellungen; gerade gestreckter, ventral ausmündender Darm. Das Nervensystem besteht aus einem den Schlund umfassenden Nervenring, von dem nach vorn und hinten eine Anzahl Nervenfasern ausgehen. Der hermaphrodite Geschlechtsapparat bringt zuerst Spermatozoen, dann Eier hervor (Protandrie), die nach ihrer Befruchtung sich in dem Elterntier, das also lebendig gebärend (vivipar) ist, zu einer getrenntgeschlechlichen, etwas kleineren Form (Fig. 79) entwickeln. Diese wandert in den Darm des Frosches, gelangt von da in den Schlamm, worauf die Weibchen von den Männchen befruchtet werden. Die Geschlechtsöffnung der größeren Weibchen liegt etwa in der Mitte des Körpers, während die der Männchen sich am Hinterende befindet, wo auch ein paar Stacheln, die Spicula, als eine Art Kopulationsorgane vorgestoßen werden können. Auch durch ihr spitzeres Hinterende unterscheiden sich die Weibchen von den Männchen. Innerhalb jedes weiblichen Tieres entwickeln sich aus den befruchteten Eiern zwei bis vier Embryonen, welche in die Leibeshöhle des Muttertieres gelangen und dasselbe bis auf die äußere Cuticula auffressen. Danach wandern sie wieder als hermaphrodite Form durch die Mundhöhle in die Lunge des Frosches. Es wechselt also immer eine getrenntgeschlechtliche freilebende Form mit einer parasitischen hermaphroditen;

ehe man deren Zusammengehörigkeit erkannte, unterschied man erstere als eine besondere Art Rhabditis von letzterer, die man Rhabdonema nannte.

Strongylus auricularis Rud. Im Dünndarm. Getrennt geschlechtliche Fadenwürmer. Sechs Papillen um den Mund. Zwei konische Papillen am Hals. Hinterende der Männchen zu einer schirmartigen Bursa verbreitert, durch welche bei der Kopulation die Anheftung erleichtert wird. Zwei Spicula.

Oxyuris ornata Dus. Im Darm. Getrennt geschlechtlich, drei Mundpapillen. Hinterende des Weibchens spitz ausgezogen, das des Männchens stumpf. Ein Spiculum.

B. Physiologie.

Wenn wir jetzt dazu übergehen, den Frosch in seiner Lebenstätigkeit zu untersuchen, so werden wir am besten damit beginnen, uns zunächst einmal über die Substanzen des tierischen Organismus Rechenschaft zu geben. Wir werden sehen, wie im Stoffwechsel dem Körper ständig neue chemische Bestandteile zugeführt werden, wie der Körper seine einzelnen Teile aus diesen aufbaut, und wie er Stoffe, deren er nicht mehr bedarf und die er für seine Zwecke ausgenutzt hat, wieder ausscheidet. Im Anschluß hieran werden wir uns mit den Leistungen des Organismus beschäftigen, zu denen er durch die aus dem Stoffwechsel gewonnene Energie befähigt wird. Da ist es vor allem die Tätigkeit der Muskeln, welche die schon äußerlich auffallenden Bewegungen und somit die sinnfälligsten Leistungen des Körpers und seiner Teile bewirkt. Teilweise in engem Zusammenhang mit den Muskeln stehen die Nerven, von welchen jene zu ihren Kontraktionen veranlaßt werden, sei es spontan oder sei es nach Reizung der peripheren sensiblen Nervenenden bezw. der mit ihnen verknüpften Sinnesorgane. Manche der äußerlich sichtbaren Leistungen des Frosches scheinen auf das Vorhandensein von psychischem Leben zu deuten, so daß wir veranlaßt werden, einige die Psychologie des Frosches betreffende Erwägungen anzustellen. Endlich bleibt noch übrig, den Vorgängen der Entwicklung in bezug auf das physiologische Geschehen einige Beachtung zu schenken, zumal ja die ersten Jugendstadien des Frosches zu einem der Hauptobjekte für die ebenso junge als bedeutungsvolle Wissenschaft der Entwicklungsphysiologie oder Entwicklungsmechanik geworden sind.

I. Die Substanzen des Organismus.

Das Material, aus welchem der tierische Körper, also auch der des Frosches, aufgebaut ist, bietet uns in seinen Grundelementen keine Besonderheiten gegenüber der anorganischen Natur. Die Substanz aller Teile des Froschkörpers besteht in letzter Linie aus einer Anzahl von chemischen Elementen, von welchen folgende 12 regelmäßig vorhanden sind: C, O, H, N, S, P, Cl, K, Na, Mg, Ca, Fe. Allerdings kommen von diesen nur ganz wenige, und auch diese nur in minimalen Spuren, frei vor; so etwas Sauerstoff und etwas Stickstoff, welche infolge der Atmung aus der atmosphärischen Luft in den Körper gelangen. Die übrigen

der angegebenen Elemente, zu denen noch J, Fl und Si kommen können, finden sich in Form von chemischen Verbindungen, unter denen wir wieder anorganische und organische unterscheiden können. Ein wichtiger Vertreter der ersteren ist das stets in allen Teilen des Körpers in beträchtlicher Menge vorhandene Wasser, H_2O. Es dient z. T. als Lösungsmittel der im Körper gelöst vorkommenden Stoffe und ist deshalb für den gesamten Stoffwechsel von unendlicher Wichtigkeit. Ferner sind es einige Säuren und einige Salze im tierischen Körper, die zu den anorganischen Verbindungen gehören, von ersteren besonders die Kohlensäure CO_2, welche den im Körper vor sich gehenden Oxydationsprozessen ihre Entstehung verdankt; unter letzteren nimmt das Kochsalz (Chlornatrium NaCl) die hervorragendste Stellung ein; ferner ist beim Frosch in den Knochen und den Kalksäckchen eine ansehnliche Menge von phosphorsaurem und kohlensaurem Kalk vorhanden. Alle diese anorganischen Verbindungen, mit Ausnahme des Wassers, treten aber an Bedeutung bei weitem zurück gegenüber den organischen. Bekanntlich meinte man früher, diese seien ein Privilegium der lebenden Wesen, weil man sie nirgends in der leblosen Natur fand. Seitdem Wöhler 1828 den Harnstoff durch Synthese in der Retorte aus anorganischen Substanzen dargestellt hat, ist die Kluft zwischen organischer und anorganischer Materie immer mehr überbrückt und endlich ganz beseitigt worden, so daß heute lediglich aus Zweckmäßigkeitsgründen die Chemie noch in eine anorganische und eine Chemie der Kohlenstoffverbindungen geteilt wird. Soweit man sie bis jetzt ergründet hat, gelten für die organischen Verbindungen dieselben Gesetze wie für die anorganischen. Es ist deshalb unstatthaft, die Funktionen des Lebens auf andere Kräfte zurückzuführen, als auf die auch in der leblosen Natur waltenden Energien. Der Lehre von einer besonderen Lebenskraft, dem Vitalismus, welcher in früheren Jahrhunderten mehrmals aufgetaucht ist, der bis zur Mitte des vergangenen Jahrhunderts sogar herrschte und der sich auch heute noch hier und da in modernisierter Form als Reaktion gegen allzu naiven Mechanismus geltend macht, ist seit jener Darstellung des Harnstoffes durch Wöhler der eigentliche Boden entzogen.

Die Kohlenstoffverbindungen, welche wir im tierischen Organismus finden, sind fast alle hochkomplizierter Natur, und wenn wir auch die Elemente kennen, aus welchen sie zusammengesetzt sind, so ist doch bei vielen von ihnen die Struktur noch unbekannt. Begründet ist diese schwere Zugänglichkeit in ihrer leichten Veränderlichkeit und den geringen Unterschieden zwischen den einzelnen von ihnen. Bei weitem den ersten Rang unter den organischen Verbindungen nehmen in dem tierischen Körper die Eiweißstoffe (Proteine) ein, welche vor allem in dem Protoplasma der Zellen stets enthalten sind und ohne welche eine Lebenstätigkeit nicht existiert. Sie bestehen regelmäßig aus mindestens fünf Elementen, nämlich C, H, O, N, S, und zeigen ein sehr hohes Molekulargewicht (bis etwa 15000). Ihre Moleküle gehören also zu den größten, die man kennt, und reichen beinahe bis in die Sphäre der Sichtbarkeit vermittels unserer optischen Instrumente. Ihre Struktur ist nicht bekannt. Die Eiweißstoffe zeichnen sich durch einige chemische Eigenschaften vor den übrigen Kohlenstoffverbindungen aus. So sind ihre Lösungen optisch aktiv, das heißt, sie drehen die Polarisationsebene, und zwar nach links. Ferner diffundieren diese Lösungen nicht durch tierische Membranen, Pergamentpapier usw., so daß die Eiweißstoffe also zu den sogenannten Colloiden gerechnet werden müssen. Die Proteine teilt man ein in die eigentlichen oder nativen Eiweißstoffe, in die Proteïde und die Albuminoide, zu welchen noch die Umwandlungsprodukte der eigentlichen Eiweißstoffe, Albumosen, Albuminate und Peptone kommen. Die meisten übrigen Kohlenstoffverbindungen des tierischen Körpers enthalten keinen Stickstoff. Sie treten einerseits auf als Kohlehydrate, die aus den drei Elementen C, H und O aufgebaut sind und in Mono-, Di- und Polysaccharide eingeteilt werden. Es sind bei ihnen meist sechs oder ein vielfaches von sechs Kohlenstoffatomen und doppelt soviel Wasserstoff- als Sauerstoffatome vorhanden. Eines der einfachsten Kohlehydrate ist der im Wasser lösliche, kristallisierbare, die Polari-

sationsebene rechts drehende Traubenzucker, die Dextrose, Glukose, von der Formel $C_6H_{12}O_6$. Auch gehören die Fette zu den stickstofflosen Kohlenstoffverbindungen. Sie sind Ester, d. h. Stoffe, in denen sich eine Säure mit einem Alkohol unter Wasseraustritt vereinigt hat.

II. Der Stoffwechsel.

Der lebende Körper mit den in ihm enthaltenen chemischen Substanzen kann nicht, wie ein anorganischer Körper, ohne Stoffaustausch mit seiner Umgebung existieren, sondern er ist, solange er wirklich „Leben" zeigen soll, beständig auf eine Erneuerung seiner Bestandteile angewiesen, die durch die Aufnahme von Stoffen aus der Umgebung ins Werk gesetzt wird. Diese neu in den Organismus gelangenden Stoffe sind aber meist verschieden von denen, welche den Körper aufbauen, und die wir im vorhergehenden wenigstens andeutungsweise kennen gelernt haben. Sie müssen daher erst verwandelt werden in die entsprechenden chemischen Verbindungen, welche physiologische Leistung des Organismus man Assimilation nennt. Dabei bleiben einzelne der aufgenommenen Stoffe unbenutzt, und werden zusammen mit anderen durch die Lebenstätigkeit verbrauchten wieder ausgeschieden. Wir beobachten infolgedessen am lebenden Organismus einen beständigen Stoffwechsel, der sich in drei Abschnitte, die Stoffaufnahme, die Assimilation und die Stoffabgabe gliedert.

Der Stoffwechsel der Tiere und der Pflanzen ist nun ein verschiedener. Die Pflanzen besitzen nämlich durch ihr Chlorophyll die Fähigkeit, mit Hilfe der von der Sonne gespendeten Energie niedrig zusammengesetzte aber hoch oxydierte anorganische Verbindungen in hoch zusammengesetzte und niedrig oxydierte überzuführen.

Die Tiere dagegen vermögen nicht wie die Pflanzen sich von anorganischen Stoffen zu nähren, sie sind vielmehr in ihrer Nahrung auf tierische oder pflanzliche Stoffe angewiesen, wie sie sich in den hoch zusammengesetzten und niedrig oxydierten Eiweißstoffen, Kohlehydraten und Fetten darbieten. Durch die bei den Tieren so wichtige Atmung wird Sauerstoff aufgenommen, und jene komplizierten chemischen Produkte zerfallen, „verbrennen" unter seiner Einwirkung allmählich in einfachere.

Wenn wir nun dazu übergehen, den Stoffwechsel des Frosches im einzelnen näher zu betrachten, so beginnen wir am zweckmäßigsten mit der Atmung, um dann die Aufnahme, Verarbeitung und Abgabe der Nahrungsstoffe zu besprechen.

1. Die Atmung.

Das Wesen der Atmung besteht darin, daß von den Atmungsorganen aus dem umgebenden Medium freier Sauerstoff aufgenommen und durch das in dem Blutgefäßsystem kreisende Blut den verschiedenen Teilen des Körpers zugetragen wird, während die von dem Organismus gelieferte Kohlensäure von den Atmungsorganen ausgeschieden wird. Bekanntlich leben die Frösche sowohl auf dem Lande als auch im Wasser, und da müssen wir zunächst ein-

mal sehen, ob auch ihre Atmung unter so verschiedenen Verhältnissen eine verschiedene ist, vor allem ob sie unter Wasser überhaupt vor sich geht. Wie wir bereits sahen, funktionieren beim Frosch nicht nur die beiden Lungen als Atmungsorgane, sondern auch ein großer Teil der Haut, namentlich am Rücken und dem Mundhöhlendach, ferner auch die Auskleidung der Paukenhöhle. Letztere, welche von einem Ast der Arteria cutanea magna versorgt wird, ist als Respirationsorgan besonders deshalb interessant, weil ihr Lumen die modifizierte „Hyomandibularspalte" des Froschembryos ist, und weil wir andererseits bei den Haien, uralten Vorfahren der Amphibien und damit auch unserer Frösche, die Hyomandibularspalte als sogenanntes Spritzloch noch mit einer rudimentären Kieme versehen finden. Dagegen erfüllt diese ehemalige Kiemenspalte bereits bei den Knochenfischen nicht mehr die ursprüngliche Atmungsfunktion. — Daß eine Atmung vermittels der Lungen unter Wasser nicht möglich ist, leuchtet ein, und wird bestätigt durch das Verhalten der Frösche im feuchten Element. Man kann im Freien oft beobachten, wie die Tiere in ihrem Gewässer sich an schwimmenden oder sonst aus dem Wasser ragenden Gegenständen festhalten und dabei den Kopf ständig in die Luft strecken, um atmen zu können; ferner sieht man, daß diejenigen Frösche, welche sich völlig im Wasser befinden und darin umherschwimmen, von Zeit zu Zeit an die Oberfläche kommen und Atem schöpfen. Es hat sich gezeigt, daß in der Natur kein Frosch, auch nicht der Wasserfrosch, länger als 10 Minuten unter Wasser bleibt. Ein Frosch kann direkt ertrinken. Zwar halten sich die Tiere, wenn sie keine Gelegenheit haben, sich zu stützen, zunächst durch ihre Schwimmbewegungen eine ganze Zeit mit dem Kopf über Wasser, allmählich aber erlahmen sie und gehen dann zu Grunde. Durch Experimente hat man bestätigt gefunden, daß Frösche, welche am Atemholen über Wasser durch ein Gitter gehindert wurden, ertranken. Dabei zeigte sich, daß die Zeit, welche sie unter Wasser aushalten können, abhängig ist von der Temperatur des Wassers; je kälter dieses ist, desto länger bleiben sie am Leben. Das hängt wohl ohne weiteres zusammen mit dem Bedürfnis an Sauerstoff, das umso geringer wird, je mehr die gesamte Lebenstätigkeit des Tieres mit dem Sinken der Temperatur herabgesetzt wird. So ist es denn auch erklärlich, daß die Frösche die kalte Jahreszeit im Schlamm des Gewässers vergraben zubringen und somit auf die Lungenatmung ganz verzichten können, weil während des sogenannten „Winterschlafs" die Lebenstätigkeiten auf ein Minimum reduziert sind.

Anders verhält es sich mit der Atmung durch die Haut. Diese geht sowohl im Wasser als auch in der Luft vor sich. Es ist darüber gestritten worden, welche von beiden Atmungen die wichtigere sei, doch scheint vieles dafür zu sprechen, daß dies die Lungenatmung ist. Das zeigt ja schon jenes Ertrinken der unter Wasser gehaltenen Frösche, darauf deuten auch die Ergebnisse der Untersuchungen Marcacci's, welcher die Lungen entfernte und sah, daß die Frösche dann nach einigen Tagen starben. Verhinderte er sie außerdem noch durch Zustopfen des Maules an der Mundhöhlenatmung, so gingen sie schon nach einigen Stunden ein.

Betrachten wir nun den Mechanismus der Lungenatmung, so ist dabei als wichtigster Unterschied von der Art, wie wir Menschen und mit uns alle Säugetiere die Luft in die Lungen befördern, die Weise zu beachten, auf welche der Frosch seine Lungen füllt. Während bei uns nämlich die Atmung durch die Erweiterung des von den Rippen versteiften und durch das Zwerchfell abgeschlossenen Brustkorbes ermöglicht wird, ist der Frosch gezwungen, die Luft zu schlucken, da ihm Rippen und Zwerchfell fehlen. Die Atemluft tritt, da der Frosch bei geschlossenem Maule atmet, durch die äußeren Nasenlöcher in die Nasenhöhle und von da durch die Choanen zunächst in die Mundhöhle, während der Kehlkopf geschlossen ist und der Mundhöhlenboden sich senkt (Aspiration). Darauf wird die bisher in den Lungen enthaltene Luft besonders durch Kontraktion der Bauchmuskulatur bei geöffnetem Larynx in die Mundhöhle gepreßt (Exspiration), und gleich danach findet die dritte Phase der Atmung statt, indem die frische Luft aus der Mundhöhle durch Schluckbewegungen in die Lungen gebracht wird, wobei natürlich deren Zugang offen steht, während die äußeren Nasenlöcher geschlossen werden (Inspiration). Auf diese drei Phasen folgt regelmäßig eine Pause, in welcher der Kehlkopf geschlossen und die Nasenlöcher wieder geöffnet sind. Daß das Einströmen der äußeren Luft in die Mundhöhle verursacht wird durch die Senkung ihres Bodens und die dadurch bedingte Erweiterung der Mundhöhle, ist leicht zu verstehen. Bei der Inspiration werden die Nasenlöcher hauptsächlich durch den Druck der Unterkieferspitze auf die Zwischenkiefergegend geschlossen, und so wird ein Entweichen der Luft aus der sich nunmehr verengernden Mundhöhle nach außen verhindert. Die Luft in der Mundhöhle wird durch Hebung des gesamten Mundhöhlenbodens komprimiert und durch den geöffneten Kehlkopf in die Lungen gepreßt, wobei die Bewegung des Zungenbeinknorpels nach vorn und oben zugleich den Kehlkopfeingang der Luft gewissermaßen entgegenführt. — Während der Pause nach jeder solchen Schluckbewegung sieht man die Kehle des Frosches lebhaft vibrieren. Diese „oscillierenden Kehlbewegungen“ verursachen, da sie bei geöffneten Nasenlöchern und geschlossenem Kehlkopf stattfinden, ein Hin- und Herstreichen von Luft aus der Mundhöhle nach außen und umgekehrt, sodaß nicht nur für die respirierende Mundschleimhaut, sondern auch für die nächste Phasenfolge der Lungenatmung die Luft erneuert wird. Es mag zunächst unzweckmäßig erscheinen, daß bei dem Atmungsprozeß erst die kohlensäurehaltige Luft aus den Lungen in die Mundhöhle gebracht wird und dann sofort aus dieser, die inzwischen nicht geöffnet wurde, wieder die Lungen gefüllt werden. Genauere Untersuchungen von Seydel und auch von Gaupp haben aber ergeben, daß sich die exspirierte Luft in der Mundhöhle nicht mit der dort bereits vorhandenen sauerstoffreichen vermischt, sondern daß jene wahrscheinlich durch Falten und vielleicht unter Beihilfe der Zunge aus dem Kehlkopfeingang sogleich in die Seitenteile der Choanen und von da in die Nebennasenhöhlen und das sogenannte Jakobson'sche Organ geleitet wird.

In den Atmungsorganen findet ein Gasaustausch statt, indem das Blut

den Sauerstoff der frisch zugeführten Luft aufnimmt und dafür Kohlensäure abgibt. Beide Gase durchdringen die Wände der feinen Blutkapillaren, sowohl in den Lungen als auch in den respirierenden Hautstellen. Nicht in die gesamte Masse des Blutes geht der Sauerstoff über, sondern nur die roten Blutkörperchen sind es, welche sich mit ihm gewissermaßen beladen und ihn dann im Blutstrom nach allen Teilen des Körpers führen. In den Erythrocyten ist ein besonderer Stoff vorhanden, das Haemoglobin, welches eine chemische Affinität zum Sauerstoff zeigt, sodaß er von demselben, allerdings nur lose, gebunden wird. Es ist einer der wenigen kristallisierbaren Eiweißkörper und enthält stets eine geringe Menge Eisen. Das sauerstoffführende Haemoglobin wird Oxyhaemoglobin genannt im Gegensatz zu dem sauerstofffreien „reduzierten" Haemoglobin des venösen Blutes. Durch die Blutcirkulation wird das in den Atmungsorganen arteriell gewordene Blut in alle Regionen des Körpers gebracht; daß es sich beim Frosch zum großen Teile wieder mit dem venösen vermischt, tut hier nichts zur Sache. Auf dem Wege, den die Blutkörperchen im Kreislauf zu beschreiben haben, wird ihnen überall von den Geweben der Sauerstoff entzogen und chemisch gebunden. Die Sauerstoffabgabe des Blutes an die Gewebe erfolgt ebenfalls wieder durch Diffusion, da in den Geweben der O_2-Druck minimal ist. In den Geweben herrscht aber gleichzeitig eine hohe Spannung von Kohlensäure, welche ja eines der Endprodukte der zur Aufrechterhaltung des Lebens nötigen chemischen Zersetzung der Nahrungsstoffe ist. Während im Blute eine weit geringere Kohlensäurespannung vorhanden ist, entsteht also ein Diffusionsgefälle, so daß ständig Kohlensäure aus den Geweben in das Blut übertritt. Die CO_2 wird im Blute ebenso wie vorher der O chemisch gebunden, und zwar hauptsächlich im Blutplasma. Das venös gewordene Blut gibt dann seine Kohlensäure, sobald es wieder in die Kapillaren der Atmungsorgane gelangt ist, wahrscheinlich ebenfalls durch Diffusion an die Atemluft ab. Entsprechend den beiden Stellen, an denen Sauerstoff und Kohlensäure ins Blut ein- resp. austreten, nämlich einerseits den Atmungsorganen, andererseits den Geweben, spricht man auch von einer äußeren und inneren Atmung.

Anhangsweise sei hier bemerkt, daß das Froschblut ebenso wie das des Menschen gerinnt, sobald es mit der Luft in Berührung tritt. Diese Gerinnung kommt dadurch zustande, daß sich aus dem Plasma des Blutes ein unlöslicher Eiweißkörper, das Fibrin ausscheidet, während der übrige Teil des Plasmas, das Blutserum als wasserklare Flüssigkeit durch Zusammenziehung des Gerinnsels aus diesem ausgepreßt wird.

2. Die Nahrungsaufnahme.

Die Nahrung des Frosches besteht aus Insekten, kleinen Krebsen, Schnecken, Würmern und dergleichen, wie wir denn in ihm einen reinen Fleischfresser vor uns haben. Außer diesen festen Bestandteilen nimmt unser Lurch noch ziemlich beträchtliche Mengen von Wasser auf. Dabei trinkt der Frosch niemals, auch nicht wenn er sich im Wasser selbst aufhält,

sondern die Flüssigkeit diffundiert durch seine Haut in den Körper. Aus Untersuchungen von Marcacci geht sogar hervor, daß bei ständig im Wasser gehaltenen Fröschen, wohl infolge einer pathologischen Steigerung dieser Haut-Funktion den Geweben der Tiere, besonders den Muskeln, welche durch allzu reichliche Wasseraufnahme anschwellen, Gefahr droht.

Der Frosch fängt eine fliegende Beute, ein Insekt, meist im Sprunge vermittels seiner beweglichen Zunge, die er ja aus dem Maule herausklappen kann. Die an sich schon klebrige Zunge streift dabei von dem Dache der Mundhöhle die Sekrete der dort befindlichen Drüsen, besonders der Glandula intermaxillaris ab, wodurch ihre Oberfläche zum Festhalten der Beute noch geeigneter gemacht wird. Blitzschnell wird dann das ergriffene Beutetier, das an der Oberseite der Zunge klebt und von dieser oft sogar umrollt ist, in das weit geöffnete Maul geführt, wo es die nach hinten gerichteten Zähne der Kiefer und des Gaumens am Entweichen hindern. Durch Schluckbewegungen wird es alsdann in den Oesophagus und Magen befördert. Die Schleimhäute der Rachenhöhle und des Oesophagus scheiden Schleim ab, welcher das Gleiten der Nahrung fördert; auch das Sekret der Rachendrüsen, welches durch den Druck der Beute auf die Vomerzähne zum Ausfließen gebracht wird, dient dem gleichen Zwecke. Während der Nahrungsballen Schlund und Oesophagus passiert, finden noch keine Veränderungen an ihm statt, höchstens daß ein weichhäutiges Insekt durch die das Schlingen verursachenden Kontraktionen der Wände des Anfangsdarms etwas zerpreßt wird. Ein wirkliches Zerdrücken und Durcheinandermahlen der Speiseteile findet erst in dem muskulösen Magen statt. Doch da dessen Wände keine Hartgebilde enthalten, wie wir sie etwa in den Hornplatten des Vogelmagens oder in den Chitinteilen des Krebsmagens antreffen, so ist die hier stattfindende mechanische Zerkleinerung der Beute doch nur eine ziemlich oberflächliche und grobe.

Um so gründlicher ist dafür die nun stattfindende chemische Zersetzung und Umsetzung der Nahrung, die wir als Verdauung bezeichnen. Die Drüsen des Magens scheiden Sekrete aus, unter denen das von den Magensaftdrüsen (Fundusdrüsen) produzierte Pepsin das wichtigste ist. Ob die Pylorusdrüsen nur Schleim absondern, oder ob sie, wie Oppel meint, ein spezifisches Sekret liefern, mag dahingestellt bleiben. Neben dem Pepsin enthält der Magensaft vor allem noch Salzsäure (HCl), welcher seine saure Reaktion zuzuschreiben ist. Auch schon die Oesophaguswand liefert Pepsin, doch reagiert dieses alkalisch und wirkt deshalb noch nicht auf die Nahrung ein; erst im Magen des Frosches beginnt es nach erfolgtem Säurezusatz, die Speisen zu verdauen. Das Pepsin selbst ist ein chemisch hochorganisierter Körper, welcher im Wasser löslich ist und nicht diffundiert, also zu den Colloiden gehört. Seiner Wirkungsweise nach ist es ein gelöstes Ferment, ein sogenanntes Enzym, welchen Begriff wir uns zunächst klarmachen wollen. Es ist in der Chemie beobachtet worden, daß die Reaktionen zwischen zwei Stoffen mitunter beschleunigt oder verlangsamt werden, wenn ein dritter Stoff dabei anwesend ist, der sich scheinbar gar nicht an den

chemischen Umsetzungen beteiligt, da er nach Ablauf der Reaktion unverändert genauso vorhanden ist, wie zu Beginn derselben.

Man hat solche nur durch ihre Anwesenheit wirkende Stoffe „Katalysatoren“ und die Vorgänge, bei denen sie sich betätigen, „katalytische Vorgänge“ genannt. Ein bekanntes Beispiel eines solchen katalytischen Prozesses aus der anorganischen Chemie bietet die Zersetzung des Wasserstoffsuperoxyds in Wasser und Sauerstoff bei Anwesenheit von Platin nach der Gleichung $H_2O_2 = H_2O + O$. Genau so wie hier das Platin wirken nun bei der Zersetzung organischer Substanzen die Enzyme. Obwohl letztere in ihrer chemischen Natur noch ziemlich unerforscht sind und eine Entscheidung dieser Frage deshalb mit Bestimmtheit nicht zu geben ist, nehmen jetzt doch die meisten an, daß diese Enzyme sich durch eine Zwischenreaktion an der sichtbaren Reaktion beteiligen, indem sie mit den reagierenden Stoffen unbeständige Verbindungen eingehen, aus deren raschem Zerfall sie wieder in unveränderter Form hervorgehen. So wird dann auch verständlich, daß eine verhältnismäßig kleine Menge von Enzym unbegrenzte Mengen von Substanzen spalten kann.

Die katalytische Wirkung des Pepsins auf die Eiweißkörper äußert sich darin, daß dieses Enzym sie in Formen überführt, die nunmehr von dem Epithel des Darmes aufgenommen werden können. Der Magensaft verwandelt nämlich die Proteine in Peptone, das sind die einfachsten Spaltungsprodukte, die noch zu den Eiweißkörpern gerechnet werden können, während bei weiterem Zerfall Körper mit neuen Eigenschaften entstehen. Die Peptone sind im Wasser leicht löslich und unterscheiden sich von den Eiweißkörpern vor allem dadurch, daß sie leicht durch Membranen diffundieren. Bei der Einwirkung des Magensaftes auf die Proteine entstehen nicht sogleich Peptone, sondern als Zwischenstufen erst Hemi- und Antialbumosen, die dann in das Hemi-, resp. Antipepton übergehen.

Nachdem nun im Magen des Frosches ein Teil der Nahrung, die Eiweißkörper, zu Peptonen umgewandelt ist, gelangt der Speisebrei, der Chymus, durch entsprechende Kontraktionen der Magenmuskulatur in den Dünndarm. Da in dessen Anfangsteil die Sekrete der großen Darmdrüsen einmünden, geht die im Magen begonnene Verdauung hier lebhaft weiter. Gleichzeitig rücken die einzelnen Portionen des Speisebreies immer mehr nach dem Ende des Darmes zu. Die Ursache dieser Bewegung ist außer in dem Drängen der aus dem Magen kommenden neuen Nahrungsmassen vor allem in den sogenannten peristaltischen Kontraktionen der Darmmuskulatur zu suchen. Die Ringmuskeln ziehen sich nämlich rhythmisch in der Weise zusammen, daß ständig Kontraktionswellen von vorn nach hinten über das Darmrohr laufen.

Wir wollen nun die chemische Wirkung der Sekrete der Darmdrüsen im einzelnen besprechen. Der Saft der Leber und der Bauchspeicheldrüse ist es, welcher im Dünndarm die Verdauung vollendet; ob dagegen auch die Darmwand selbst ein verdauendes Sekret ausscheidet, ist noch nicht mit

Sicherheit festgestellt. Es fehlen ja eigentliche Darmdrüsen, wohl aber sezernieren die zahlreichen Becherzellen einen Schleim, der vielleicht nicht nur dazu dient, das Wandern des Chymus im Darm zu erleichtern.

Der Lebersaft, die Galle, enthält organische Bestandteile, zu denen sich einige anorganische gesellen. Die Bedeutung der Galle ist in erster Linie in ihrer emulgierenden Wirkung auf die Fette in der Nahrung zu sehen. Unter einer Emulsion versteht man die Vermischung zweier ineinander nicht löslicher Flüssigkeiten, von denen die eine in Form feinster kugeliger Tröpfchen in der andern suspendiert ist. Man findet denn auch in dem Dünndarminhalt des Frosches die Fette in sehr feine Tröpfchen verteilt. Vielleicht regt die Galle auch noch die peristaltischen Bewegungen des Darmes an und wirkt gewissermaßen antiseptisch auf den Darminhalt, indem sie seine Zersetzung durch Bakterien wenn auch nicht verhindert, so doch aufhält. Die Galle, zu deren Bildung z. T. auch die roten Blutkörperchen im Leberkreislauf Material liefern, enthält als spezifische Bestandteile die Gallensäuren und Gallenfarbstoffe; von ihren anderen Elementen ist das Cholesterin bemerkenswert. Daß das Lebersekret auch in den Nahrungspausen kontinuierlich fließt und dann in der Gallenblase aufgespeichert wird, erfuhren wir schon im anatomischen Teil. Nach der Aufnahme von Nahrung fließt die Galle reichlicher, als wenn der Darm leer ist.

Das weitaus wichtigste Organ für die Lieferung von Verdauungssäften ist aber das Pankreas. Das Sekret dieser Bauchspeicheldrüse enthält mehrere Fermente und einige andere organische Bestandteile neben wenigen anorganischen. Im Gegensatz zu dem sauren Verdauungssafte des Magens reagiert es stark alkalisch. Die hervorragendste Rolle unter den Fermenten des Pankreassaftes spielt das Trypsin. Es ist ähnlich wie das Pepsin eine hochkomplizierte stickstoffhaltige Kohlenstoffverbindung, die im Wasser leicht löslich ist und nicht diffundiert. Das Trypsin verwandelt nun ebenfalls die Eiweißstoffe, die im Magen nicht alle bewältigt werden können, in Peptone, und das sowohl in alkalischer als auch neutraler oder schwach saurer Lösung.

Auf die Fette wirkt der Pankreassaft in noch höherem Grade emulgierend als die Galle, ja durch ein besonderes Ferment, das Steapsin spaltet er dieselben sogar in Glycerin und Fettsäuren, welch letztere sich mit Alkalien zu Seifen verbinden. Glycerin sowohl als Seifen sind aber im Wasser löslich und können somit von den Darmzellen aufgenommen werden.

Endlich werden auch die Kohlehydrate, welche bei der Fleischnahrung des Frosches gegenüber den Eiweißstoffen und Fetten nur in geringer Menge vorhanden sind, durch das pankreatische Sekret für die Aufnahme durch die Darmzellen in einfachere Produkte gespalten. Ein Ptyalin genanntes Enzym besitzt diastatische Wirkung, d. h. es zerlegt z. B. Stärke in die einfacher gebauten Zuckerarten, wie Traubenzucker, Malzzucker usw., die nun ebenfalls im Wasser löslich sind. — Die Sekrete der Bauchspeicheldrüse fließen nicht fortwährend wie die der Leber, sondern nur nach erfolgter Nahrungsaufnahme.

Nachdem nun durch die Verdauung die Nahrungsbestandteile im Darm in lösliche Formen umgewandelt sind, erfolgt ihre Aufnahme durch die Darmzellen und ihre Weitergabe an das Blut und die Lymphe, die Resorption. Diese kann man sich bildlich als eine Filtration vorstellen, bei der die Darmwand als Filter funktioniert. Die gelösten Stoffe wandern in die Darmzellen ein und werden von diesen wieder wesentlich verändert in die Blut- und Lymphgefäße abgegeben, während alles Ungelöste und Unlösliche, also das Nicht-Verdaute und Nicht-Verdauliche, im Darm zurückbleibt. Der Ort, wo diese Resorption stattfindet, ist beim Frosch der Dünndarm; in geringem Grade lassen wohl auch noch die Wände des Enddarms die Nährlösungen durchpassieren; Oesophagus und Magen beteiligen sich nicht daran. Bemerkenswert ist, daß jener Vergleich mit einem Filter nicht völlig die Sachlage bezeichnet. Während nämlich ein gewöhnliches Filter keine Veränderungen der durch dasselbe gehenden Substanzen hervorbringt, verwandeln die Zellen der Darmschleimhaut, welche ja lebende Organismen sind, die im Darmlumen gelösten Stoffe abermals weiter und zwar spalten sie dieselben wahrscheinlich erst, um sie dann wieder in irgend einer Weise zusammenzusetzen. Die Masse der aus dem Darm ins Blut und in die Lymphe übergehenden Substanzen nennt man Chylus.

3. Die Verarbeitung der Stoffe.

Die vom Körper aufgenommenen Stoffe, also der durch die Atmung gewonnene Sauerstoff, das durch die Haut diffundierte Wasser und die durch die Verdauung in Lösung gebrachten Nährsubstanzen, welche, wie wir gesehen haben, alle in das Blut, teilweise vielleicht auch auf dem Umweg über die Lymphe, gelangen, werden nun von diesem nach allen Teilen und Organen des Körpers transportiert und dort an die Gewebe abgegeben, in deren Zellen sie zum Aufbau des Protoplasmas verwendet, assimiliert werden. Über die näheren Einzelheiten dieser Assimilation, der metabolischen Prozesse, ist wenig bekannt. Sie beginnt ja eigentlich schon mit der Verdauung und wird fortgesetzt durch die Tätigkeit der Darmzellen, welche, wie wir eben sahen, einzelne der von ihnen aufgenommenen Stoffe, weiter verwandeln und zu neuen Produkten zusammensetzen. So treten z. B. die Peptone, in welche die Verdauungssäfte die Eiweißkörper umgebildet haben, nicht als solche ins Blut über, sondern zerfallen einesteils wahrscheinlich in einfachere Stoffe der regressiven Eiweißmetamorphose, andernteils aber werden die meisten von diesen Peptonen unter dem Einfluß der Darmzellen wieder zurückverwandelt in Eiweißkörper, so daß hier also ein synthetischer chemischer Vorgang stattfindet. Es sollen hier nun nicht die doch nur andeutungsweise bekannten Vorgänge in den einzelnen Geweben besprochen werden, sondern es möge der Hinweis genügen, daß in den Geweben die Synthese fortgesetzt wird, so daß aus den zugeführten Stoffen eben das lebende Eiweiß, das Protoplasma der Zellen resultiert. Dieses wird wohl zum größten Teil aus den Eiweißkörpern der Nahrung entstehen. Fett wird

aus den Kohlehydraten oder aus Eiweißkörpern, zum größten Teile aber aus dem Fett der Nahrung gebildet. Durch das Hinzutreten des Sauerstoffs werden aber schließlich alle diese Stoffe wieder oxydiert und gespalten, um dann früher oder später aus dem Körper entfernt zu werden.

Nur von einem Stoff soll hier etwas ausführlicher geredet werden, der sich sowohl in den Muskeln des Frosches, als auch besonders in seiner Leber findet, das ist das Glykogen, welches die Eigenschaft hat, sich bei Gegenwart von Fermenten in Zucker umzubilden. Es ist ein Kohlehydrat (Polysaccharid $C_6H_{10}O_5$), das im Wasser im Gegensatz zu Stärke löslich ist und die Polarisationsebene nach rechts dreht. Die Anhäufung von Glykogen in den Muskeln erklärt sich dadurch, daß es einer der Hauptvorratsstoffe ist, aus dessen Verbrennung der Muskel während seiner Tätigkeit Energie gewinnt. In frischen Muskeln ist der Glykogengehalt daher höher als in ermüdeten. Das in der Leber bereitete Glykogen gelangt in Form von Zucker durch das Blut zu den Muskeln und wird dort wieder in Glykogen verwandelt. — Es ist von Bedeutung, daß die Pfortader nach dem Verlassen des Darms noch die Leber passiert. Dort werden einzelne der eben frisch ins Blut gekommenen Stoffe weiter verarbeitet, und das wichtigste Produkt der Leber ist neben der Galle das Glykogen. Viele Anzeichen deuten direkt darauf hin, „daß sich das Glykogen vorzugsweise aus den Kohlehydraten der Nahrung, und zwar direkt aus dem resorbierten Zucker bildet, in geringerem Maße aus Eiweiß und Fett.“ (Bernstein). Dadurch wirkt die Leber zugleich kompensierend, weil sie den Zuckergehalt des Blutes reguliert; bei Zuckermangel gibt sie nämlich das leicht in Zucker umzusetzende Glykogen ab, bei zu reichlichem Zuckergehalt des Blutes speichert sie diesen als Glykogen auf. Man hat bei Fröschen, die man anhaltend hungern ließ, gefunden, daß das Glykogen nach einigen Wochen völlig aus der Leber schwand, womit die Tatsache übereinstimmt, daß die Lebern der aus dem Winterschlaf erwachenden Tiere ebenfalls kein Glykogen enthalten. Dieser Stoff wird sehr langsam aufgespeichert und dann auch langsam verbraucht, wie denn die Froschlebern in den ersten Wintermonaten, wo die Tiere doch bereits längere Zeit gehungert haben, noch viel Glykogen aufweisen. Es stellt sich somit die Leber des Frosches als ein Nahrungsreservoir dar, das unter anderem auch den Tieren über die lange Periode der Nahrungslosigkeit während der kalten Jahreszeit hinweghilft. Der Gehalt der Leber an Kohlehydraten ist demgemäß periodischen Schwankungen unterworfen. Die Leber erreicht das Maximum ihres Glykogengehaltes, wenn die Frösche ihre Winterverstecke aufzusuchen beginnen.

Ein Reservoir für Fett besitzt der Frosch speziell in seinen Fettkörpern, weshalb auch ihr Zustand periodisch wechselt. Den Sommer über wird das Fett in ihnen aufgespeichert und bleibt auch während des Winterschlafes wohl völlig unangetastet. Erst kurz vor der Laichzeit beginnt es stark abzunehmen, so daß es wohl sicher ist, daß die Fettkörper in erster Linie ein Nahrungsdepot für die Genitalorgane sind und zwar speziell für deren Leistungen vor und bei der Begattung. Das schließt aber nicht aus, daß

das in ihnen gespeicherte Material auch dem ganzen Körper zugute kommt, wie denn auch während des Sommers bei Nahrungsmangel ein Schwund der Fettkörper eintreten kann.

Auch an dem Blut des Frosches läßt sich entsprechend den Jahreszeiten eine solche Periodizität nachweisen, denn regelmäßig findet bei gesunden Tieren im Spätfrühling oder Frühsommer eine Blutregeneration statt, nachdem dieselben das Laichgeschäft besorgt und wieder begonnen haben, Nahrung aufzunehmen. Während nämlich bei den höheren Wirbeltieren die Blutbildung das ganze Jahr hindurch gleichmäßig vor sich geht, ruht sie beim Frosch den Winter über und beginnt erst nach dem Laichgeschäft im Frühjahr zu der angegebenen Zeit allmählich, worauf sie in kurzer Zeit das Maximum des ganzen Jahres überhaupt erreicht. Ein paar Wochen bleibt dann die Tätigkeit der blutbildenden Organe in diesem intensiven Stadium, um im Laufe des Sommers wieder abzunehmen und bereits einige Wochen, bevor die Frösche sich zum Winterschlaf zurückziehen, aufzuhören.

4. Die Abgabe der Stoffe.

In den Organen und Geweben werden die dem Körper zugeführten Substanzen durch die Lebenstätigkeit der Zellen immer mehr in einfachere Produkte zerspalten, die schließlich wieder aus dem Körper entfernt werden müssen, um eine etwaige schädigende Wirkung derselben bei zu reichlicher Aufspeicherung zu verhindern. Diesen allmählichen Zerfall der lebendigen Substanz, der hochkomplizierten Eiweißkörper, in die endgültigen Zersetzungsprodukte kann man im Gegensatz zu ihrem Aufbau, der Assimilation, als Dissimilation bezeichnen. Auch sie ist heute in ihren Einzelheiten noch ein unergründetes Gebiet, es kann aber als ziemlich feststehend angenommen werden, daß die Endprodukte des Eiweißzerfalls nicht einfach von den Eiweißmolekülen abgespaltene Atomgruppen sind; vielmehr stellen sie Körper dar, die wir uns durch Synthese aus solchen Spaltungsprodukten entstanden zu denken haben. Dabei kann diese Synthese im Eiweißmolekül selbst „im Augenblick des Zerfalls durch Umlagerung der Atome“ vor sich gehen (Kohlensäure), oder erst später als eine „Vereinigung mit anderen Spaltungsprodukten und gleichzeitige Umlagerung der Atome“ (Verworn) auftreten (Harnsäure). Nach ihrer Bestimmung scheidet man die Produkte, welche von den Geweben geliefert werden, in Sekrete und Exkrete, je nachdem sie im Organismus noch eine nützliche Funktion zu erfüllen haben oder als weiter nicht brauchbar, wenn nicht direkt als schädlich, aus dem Körper entfernt werden.

Bevor wir uns mit diesen Sekreten und Exkreten beschäftigen, sei hier noch kurz das Schicksal der im Darm zurückgebliebenen unverdauten Stoffe erwähnt. Wie wir sahen, wird der Speisebrei im Darm durch dessen peristaltische Bewegungen immer weiter nach hinten gedrängt, wobei die Wände des Dünndarms alle durch die Verdauung in Lösung gebrachten Stoffe aufnehmen. Die unverdauten Reste, beim Frosch vor allem die Chitinteile der

verzehrten Insekten, gelangen dann als Fäkalien in den Enddarm, wo sie sich infolge des durch die Schließmuskeln bewirkten Verschlusses anhäufen, bis sie als Exkremente ins Freie entleert werden. Die Exkremente enthalten neben unverdauten Nahrungsresten, die inzwischen schon stark von Bakterien zersetzt worden sind, vor allem auch für den Organismus wertlose Reste der Verdauungssäfte.

Zu den Sekreten müssen wir vor allem die Verdauungssäfte rechnen, welche von der Bauchspeicheldrüse, der Leber, den Magen- sowie Oesophagusdrüsen abgeschieden werden. Sie nehmen ihren Ursprung aus den in das Blut gelangten Nahrungssäften, welche in den entsprechenden Organen umgebildet werden. Der von vielen Zellen des Verdauungstraktus ausgeschiedene Schleim, welcher das Gleiten der Nahrung im Darmkanal befördert, ist ebenfalls ein Sekret. Die Nebennieren liefern ein Ausscheidungsprodukt, das für das Leben des Frosches sehr wichtig ist. Man kennt diesen Stoff zwar noch nicht, konnte aber durch das Experiment feststellen, daß bei seinem Fehlen im Körper der sichere Tod des Tieres eintritt. Entfernte man nämlich beide Nebennieren, so starben die Frösche stets, und zwar unter Vergiftungserscheinungen. Es muß also die Nebenniere ein Sekret ausscheiden, welches gewisse giftig wirkende Stoffwechselprodukte zerstört oder unwirksam macht. Dagegen bringt die Exstirpation nur einer Nebenniere keinerlei Änderung in der Lebenstätigkeit des Organismus hervor. Wir haben schon im morphologischen Teil gesehen, daß die Thymusdrüsen neben der Leukocytenproduktion eine ähnliche Funktion haben müssen, denn auch bei ihnen bedeutet die völlige Entfernung den Tod des Frosches. Hier sei nun gleich noch der Schilddrüsen gedacht, welche bekanntlich Jod im Organismus zurückhalten und aufspeichern, wozu auch sie eines bestimmten, in ihnen bereiteten, aber noch nicht näher bekannten Stoffes bedürfen. Auch alle jene Stoffe, welche von den Ausführungsgängen der Geschlechtsorgane und deren Differenzierungen, wie Uterus und Samenblasen, ausgeschieden werden, um das Gleiten der Geschlechtsprodukte zu erleichtern, gehören zu den Sekreten. Es sei hier nur an die Gallertsubstanzen der verschiedenen Eihüllen erinnert.

An dieser Stelle seien auch die Pigmente erwähnt, welche an vielen Stellen des Körpers, vor allem in der Haut auftreten. Sie sind Ablagerungen von Substanzen, welche durch den Stoffwechsel gebildet in irgendwelche Gewebe oder Zellen geführt werden, und dann dort scheinbar zwecklos, wie die meisten der inneren Pigmente, liegen bleiben, oder, wie die Pigmente der Haut, dem Tiere noch dadurch zum Nutzen gereichen, daß ihre Farben jene Schutzanpassung bedingen, die wir gerade bei unseren Fröschen so vortrefflich durchgeführt finden.

Auf der Grenze zwischen Sekreten und Exkreten stehen die Schleimabsonderungen der Haut des Frosches. Das Hautsekret wird einerseits ausgeschieden, um gewisse Stoffe aus dem Körper zu entfernen, andererseits aber ist es von großem Nutzen für den Gesamtorganismus, denn es schützt ihn einerseits durch seine giftige Wirkung vor Feinden, andererseits ist die ständige Durchfeuchtung der Haut eine Grundbedingung für die Hautatmung

des Frosches. Das Hautsekret kann diese nützliche Funktion voll und ganz ausfüllen, da es, auch wenn es stellenweise entfernt wird, stets von den Hautdrüsen wieder neu gebildet wird. Im Anschluß hieran sei gleich noch bemerkt, daß mit den Sekreten der Hautdrüsen auch ein großer Teil des Wassers aus dem Körper geschafft wird, das ja auch umgekehrt, wie wir sahen, auf dem Wege durch die Haut in den Körper gelangt.

Wenn wir uns nunmehr den Exkreten zuwenden, so tritt uns zunächst ein in großer Menge ausgeschiedenes in Gestalt der gasförmigen Kohlensäure entgegen, die durch die Atmungsorgane entfernt wird. Wir sahen, wie sie von den Geweben an das Blut abgegeben wurde infolge der in demselben herrschenden niederen Spannung an Kohlensäure, und derselbe Prozeß spielt sich in den Blutkapillaren der Lunge und der Hautatmungsorgane zwischen Blut und Luft ab, wobei ebenfalls der geringe Kohlensäuregehalt der Luft die Diffusion von CO_2 durch die Gefäßwand bewirkt. Damit stimmt denn auch überein, daß eine Vermehrung der Kohlensäure in der Atmungsluft die Abgabe derselben vermindert.

Andere wichtige Exkrete sind die von den Exkretionsorganen ausgeschiedenen Stoffe, welche den Körper in Wasser gelöst als Harn verlassen. Außer verschiedenen organischen Substanzen und zahlreichen stickstoffhaltigen organischen Endprodukten des Stoffwechsels sind es vor allem der ebenfalls stickstoffhaltige Harnstoff und seine Verwandten, welche dem Harn sein typisches Gepräge geben. Der Harnstoff hat die Formel $CO\,(NH_2)_2$; es wurde erwähnt, daß er der erste organische Stoff war, welcher auf synthetischem Wege im Laboratorium aus anorganischen Materialien dargestellt wurde. Im Organismus wird der Harnstoff nach neueren Angaben wahrscheinlich nicht schon in den Geweben gebildet und von ihnen ins Blut ausgeschieden, sondern die Gewebe spalten die Eiweißkörper wohl z. T. bis zu kohlensaurem Ammoniak $CO_3\,(NH_4)_2$, das dann vom Blutstrom nach der Leber geführt wird und dort unter Austritt von Wasser Harnstoff bildet. Dieser gelangt abermals ins Blut, das ihn nach den Nieren führt, wo er in wässeriger Lösung durch die Tätigkeit der Wandzellen der Nierenkanälchen in die Lumina der letzteren hineinbefördert wird. Hier mischt er sich mit den übrigen im Harn zu findenden Bestandteilen, die ebenfalls aus dem Blute stammen und von denen einige durch die Tätigkeit jener Wandzellen noch eine letzte Umwandlung (z. B. Hippursäure) erfahren haben.

Zugleich wird durch die Tätigkeit der Nieren dem Körper auch eine große Menge Wasser entzogen. Dasselbe diffundiert aus dem Blut durch Vermittelung der Glomeruli in die Nierenkörperchen und gelangt von da in die Harnkanälchen. Natürlich werden leicht lösliche Substanzen auch schon in den Nierenkörperchen zugleich mit dem Wasser in die Exkretionsorgane gelangen. Das Exkret der Niere wird dann zunächst in der Harnblase aufgespeichert, bis deren Inhalt auf einmal nach außen durch die Kloake entleert wird.

III. Die Leistungen des Organismus.

Im Zusammenhang mit den sich beim Stoffwechsel abspielenden chemischen Vorgängen wird dem Tierkörper eine große Menge von Energie zugeführt. Diese sehen wir sich in mannigfacher Weise äußern. Im folgenden sind einige der für den Frosch bemerkenswertesten Leistungen aufgeführt.

1. Verschiedene Leistungen. (Wärmeproduktion, Farbenwechsel, Stimme, Körperbewegungen.)

Sowohl die Oxydation als auch eine große Reihe anderer chemischer Reaktionen sind mit Wärmebildung verknüpft. Trotzdem wir nun annehmen müssen, daß eine Wärmeproduktion in allen Zellen stattfindet, in denen sich solche chemische Prozesse abspielen, so finden wir doch die Temperatur des Frosches nicht wesentlich höher als die der Umgebung. Der Frosch ist ein wechselwarmes (poikilothermes) Tier, dessen Körper je nach der Temperatur des umgebenden Mediums bald wärmer bald kälter ist und dessen Eigentemperatur höchstens um ein paar Grad die der Umgebung übertrifft. Einen Grund für diese Veränderlichkeit haben wir unter anderem auch in dem Fehlen jeglicher Einrichtungen zu sehen, welche wie das Feder- oder Haarkleid der Vögel und Säugetiere eine vorzeitige Abgabe der Wärme verhindern. Die nackte Haut unseres Lurches ist nicht imstande, die direkte Einwirkung der Temperatur der Umgebung auf die des Körpers abzuschwächen, und so erhöht und erniedrigt diese sich mit dem Steigen und Fallen der Luft- resp. Wassertemperatur. Ein Mechanismus, welcher die Körperwärme regulierte, ist nicht vorhanden, und auch der geringe Wärmeverlust, welcher durch die Verdunstung des von der Haut ausgeschiedenen Wassers entsteht, vermag nicht, den Körper vor einer starken Erhitzung durch die Sonnenstrahlen oder warmen Luft zu schützen. Dabei ist dieser Wechsel den Tieren in keiner Weise unbehaglich oder störend, denn wenn nur genügend Feuchtigkeit vorhanden ist, um das Austrocknen der Haut zu verhindern, geht die Lebenstätigkeit unserer Frösche stets regelrecht vor sich. Im Sommer findet man ja die Wasserfrösche oft am Rande ihres Tümpels direkt in der Sonne sitzen, wo sie ziemlich hohe Körpertemperaturen annehmen können, wie man sich durch einfaches Angreifen eines solchen eingefangenen Tieres überzeugen kann. Vielleicht befördert dieses Sonnenbad die im vorigen Abschnitt erwähnte Regeneration der Blutkörperchen. Umgekehrt sinkt in der kalten Jahreszeit während des Winterschlafs die Temperatur der Frösche sehr tief hinab und hält mit einer Verminderung der Lebenstätigkeiten auf ein Minimum gleichen Schritt.

Eine Erscheinung, die wir an allen unseren Fröschen, am besten aber am Laubfrosch studieren können, ist der sogenannte Farbenwechsel, jene Fähigkeit der Haut, ihre Färbung der Umgebung in kurzer Zeit anzupassen oder auch auf andere von außen oder innen kommende Reize hin dieselbe, manchmal blitzschnell, zu ändern. Auf die dabei wirkenden Mechanismen

sind wir bereits im morphologischen Teile bei der Besprechung der Haut eingegangen. (Vgl. S. 8—10). Es erübrigt hier nur noch, einiges über die Ursachen des Farbenwechsels hinzuzufügen. Ein auf dunklem Grund gehaltener Laubfrosch, welcher dunkle, schwärzliche Töne in seiner Hautfarbe aufweist, wird sehr schnell lebhaft grün, wenn man frisches Blattwerk in seinen Behälter bringt. Im allgemeinen kann man sagen, daß heftige Reize, welchen unsere Frösche ausgesetzt werden, ein „Hellerwerden" der Haut verursachen. Dies sehen wir eintreten bei Einwirkung von hellem Licht, hoher Temperatur, Trockenheit, schmerzhaften Reizungen und auch bei psychischen Erregungen, wie Schreck. Kälte und Feuchtigkeit dagegen veranlassen ein „Dunkeln" der Haut. Dabei ist die Fähigkeit des Farbenwechsels nicht nur bei den einzelnen Arten verschieden, unter denen der Laubfrosch an erster Stelle steht, sondern auch bei den Individuen einer Art ist sie in ungleichem Maße ausgebildet und wechselt mit dem allgemeinen Ernährungszustand der Tiere. Es zeigt sich oft, daß die infolge eines starken Reizes angenommene Färbung später in das Gegenteil umschlägt, das heißt, auf das Hellerwerden der Haut folgt ein Dunkeln der betreffenden Hautpartie. Diese Kontrasterscheinung läßt sich wohl auf eine physiologische Ermüdung der Melanophoren zurückführen, die nach anhaltender Pigmentballung eintritt.

Die dem Farbenwechsel zu Grunde liegenden Pigmentverlagerungen in den Chromatophoren gehen nun vor sich durch Vermittelung des Nervensystems, der Zirkulation und durch direkte Beeinflussung der Zellen, wie man aus entsprechenden Experimenten ersehen kann. Biedermann (1892) hat eine vortreffliche Zusammenstellung aller bis dahin über den Farbenwechsel bekannten anatomischen und physiologischen Tatsachen gegeben, und Gaupp gibt in seiner Anatomie des Frosches eine klare Übersicht über dieselbe Erscheinung.

Die Untersuchungen Biedermanns haben ergeben, daß der Einfluß des Nervensystems in den Melanophoren konzentrierend auf das Pigment wirkt, in den Xantholeukophoren dagegen die Lipochromexpansion bedingt. Eine Erregung des Nervensystems hat dabei immer zuerst, meist sogar ausschließlich, eine Veränderung in den Melanophoren zur Folge. Als das Zentrum, von dem aus die nervöse Beeinflussung der Chromatophoren vor sich geht, haben die Thalami optici des Zwischenhirns zu gelten, es scheinen aber auch, wenigstens beim Grasfrosch, im Rückenmark derartige Zentren zu liegen. Eine Reizung dieser Zentren zieht eine größere oder geringere Ballung des Pigments in den Melanophoren nach sich und bewirkt so ein mehr oder weniger intensives Hellerwerden der Haut. Die Zerstörung dieser Zentren oder der dieselben mit der Haut verbindenden Nerven hat ein nicht mehr zu beseitigendes Dunkelwerden der Haut zur Folge.

Als einen weiteren Faktor für die Pigmentverlagerung und zwar lediglich in den Melanophoren haben wir die Blutzirkulation anzusehen. Biedermann konnte feststellen, daß es der Kohlensäuregehalt des Blutes ist, nach welchem sich die Hautfarbe richtet. Dabei wirkt nicht die Kohlensäure selbst auf die Melanophoren, sondern die mehr oder weniger starke Verminderung

des Sauerstoffs. Mangel an Sauerstoff läßt die Pigmentkörnchen in den Melanophoren, wenn sie sich gerade im Zustand der Pigmentballung befinden, sich ausbreiten, aber nur bis zu einem gewissen Grade, da sich dann eine Lähmung der ganzen Zelltätigkeit geltend macht. So kommt es, daß ein hellgrüner Laubfrosch oder auch nur ein frisch abgetrenntes Hautstück eines solchen in einer Kohlensäureatmosphäre dunkler wird, ohne jedoch den tiefsten sonst möglichen Grad von Schwarz zu erreichen. Eine Unterbrechung der Blutzirkulation bedingt dagegen Pigmentballung in den Melanophoren, woraus sich auch das Hellwerden der Frösche im Tode erklärt. Die Abklemmung einer zuführenden Arterie hat ein schnelleres Abblassen der Haut zur Folge als die Unterbindung einer Vene der Haut, da im letzteren Falle noch mit dem übrigen zirkulierenden sauerstoffführenden Blut eine nahe Kommunikation besteht, im erstern dagegen in den betreffenden Hautgefäßen Blutleere eintritt.

Endlich lassen sich die Pigmentzellen auch direkt beeinflussen nach Zerstörung aller zu dem betreffenden Hautstück gehenden Nerven und Gefäße oder nach dem völligen Herausschneiden eines solchen Stückes. Wenn ein abgelöstes Hautstück feucht aufbewahrt wird, reagiert es noch lange Zeit hindurch auf jeden ihm zugefügten Reiz mit einer Farbenänderung. Es wirken direkt auf die Pigmentzellen mechanische, elektrische, chemische und Lichtreize. Auch der Einfluß der Temperatur auf die Hautfärbung scheint auf einer solchen direkten Wirkung auf die Zellen zu beruhen. Man beobachtet, daß Kälte ein Dunkeln, Wärme ein Hellerwerden der Haut zur Folge hat. Viel umstritten worden ist die Frage, ob die sicher stattfindende Beeinflussung der Hautfarbe durch das Licht als eine direkte Reizung der betreffenden Zellen angesehen werden muß, oder ob sich dabei das Reagieren auf Lichtreize durch Vermittelung der Augen und des Nervensystems vollzieht, also eine Art von Reflexwirkung ist, wie sie für den Farbenwechsel der Fische festgestellt worden ist. Man kann aber heute wohl sagen, daß wir es im wesentlichen mit einer direkten Einwirkung des Lichtes auf die Pigmentzellen zu tun haben, wenn auch manche Tatsachen dafür sprechen, daß wenigstens hier und da die durch das Nervensystem vermittelten Lichtreize, welche von den Sehorganen aufgenommen wurden, eine gewisse Rolle dabei spielen. Biedermann betont aber, daß der Einfluß des Lichtes für den Farbenwechsel überhaupt nicht allzu hoch eingeschätzt werden darf, da er leicht durch die vielen andern hierbei in Betracht kommenden Faktoren annulliert und überwunden werden kann. Für gewöhnlich kann man aber die Beobachtung machen, daß unsere Frösche in heller Umgebung hell, auf dunklen Untergrund oder im Finstern dunkel gefärbt erscheinen. Man hat in der Haut von dekapitierten (geköpften) Laubfröschen, die dem Lichte ausgesetzt wurden, nachdem man ihnen ausgeschnittene Buchstaben-Schablonen aus schwarzem Seidenpapier aufgelegt hatte, richtige Photogramme von ganzen Worten erzeugt, entweder hell auf dunklem Grund oder umgekehrt, jenachdem die Buchstaben aus dem Papier herausgeschnitten oder selbst aufgelegt wurden. Daß die

einzelnen Hautpartien dabei völlig unabhängig von einander reagieren, zeigt folgender Kontrastversuch: Ein dekapitierter Laubfrosch, dessen Rücken von schwarzem Seidenpapier mit Ausnahme eines in dieses geschnittenen kleinen Vierecks völlig bedeckt war, zeigte nach Belichtung das Viereck hell auf dunklem Grund. In diffusem, mäßigem Licht dunkelte infolge der früher beschriebenen Kontrastwirkung das Viereck nach, während die Umgebung sich aufhellte, sodaß nun ein dunkles Viereck auf hellem Grunde zu sehen war. Auf verschiedenfarbiges Licht reagieren die Chromatophoren verschieden; weißes und gelbes Licht bewirken rasche, rotes und grünes langsame Pigmentballung, blaues und violettes Licht dagegen Pigmentexpansion.

Der Feuchtigkeitsgehalt der Luft macht sich in der Weise geltend, daß Trockenheit ein Hellerwerden, Feuchtigkeit ein Dunkeln der Haut hervorruft. Daß trotzdem der Wasserfrosch meist eine helle Hautfarbe aufweist, auch wenn er sich im Wasser befindet, ist wohl als eine Anpassung an seinen ständigen Aufenthalt im feuchten Element anzusehen. — Auch durch die Einwirkung chemischer Stoffe läßt sich die Gesamtfärbung des Frosches beeinflussen, wie Fuchs (1906) gezeigt hat, indem er durch Alkaloide die Hautfärbung änderte. Und zwar haben seine Untersuchungen ergeben, daß sich die Haut der verschiedenen, auch nahe verwandter, Froscharten hierbei verschieden verhält.

Am interessantesten ist die Abhängigkeit der Färbung von mechanischen Reizen. Besonders die Berührungs- und Tastreize, welche von der Oberflächenbeschaffenheit der unmittelbaren Umgebung ausgehen, sind, wenigstens beim Laubfrosch, wie Biedermann gezeigt hat, beinahe allein ausschlaggebend. Rauhe, unebene oder unterbrochene Flächen, an denen sich die Haftscheiben der Tiere nicht gut befestigen können, erzeugen das Dunkeln, glatte Flächen dagegen die Grünfärbung der ganzen Haut. Natürlich muß hier eine Übertragung der Reize durch Vermittelung der Nerven von den verhältnismäßig kleinen Berührungsstellen der Zehenunterseite und vielleicht auch des Bauches auf die Chromatophoren der ganzen Haut angenommen werden. Dunkle Laubfrösche nehmen schnell eine hellgrüne Färbung an, sobald sie auf grüne Blätter und Astwerk gesetzt werden. Da dies aber auch im Dunkeln und mit künstlichen Blättern, sowie auch bei geblendeten Fröschen geschieht, so ist es bewiesen, daß die eigentliche Farbe des Untergrundes keine Rolle dabei spielt.

Es mögen hier einige Bemerkungen über die Stimmerzeugung des Frosches folgen. Es sind nur die Stimmen der Männchen, welche namentlich im Frühjahr zur Brunstzeit in den Gewässern zu vernehmen sind. Am lautesten schallt der Gesang der Wasserfrösche und der Laubfrösche, welch letztere ihn aber zum Unterschied von ihren Genossen nicht aus dem kühlen Element heraus, sondern hoch in den Zweigen der Gebüsche und Bäume ertönen lassen. Im morphologischen Teil wurde schon erwähnt, daß die mehr oder weniger stark entwickelten Schallblasen, beim Laubfrosch der unpaare Kehlsack, die Funktion haben, den Schall nach dem Prinzip der Resonatoren zu verstärken. Die Frösche schreien gewöhnlich mit geschlossenem Maule,

nur selten, namentlich bei Äußerung von Schmerz öffnen sie dasselbe. Für den Wasserfrosch beschreibt Heinemann (1861) den Vorgang folgendermaßen: „Sie schließen die Nasenlöcher, treiben durch den Druck der Bauchpresse die Luft durch die Stimmlade in die Mundhöhle und erweitern diese allmählich durch Herabziehen der Kehle; gleichzeitig treten bei dem Männchen die Kehlblasen hervor; hat die Kehle ihren tiefsten Stand erreicht, so öffnen sie auf einen Augenblick die Nasenlöcher, schließen dieselben gleich wieder und inspirieren, worauf der Vorgang sich wiederholt." Durch ein sehr rasch abwechselndes Öffnen und Schließen des Kehlkopfeinganges werden jene bekannten schnellen Stöße in dem Gesang der Frösche hervorgerufen. Auch die weiblichen Frösche können Töne hervorbringen, die aber lediglich in einem kurzen Schrei bestehen, der meist nur als Äußerung des Schmerzes ausgestoßen wird. Die Laute selbst werden durch die Schwingungen der Stimmlippen erzeugt, indem dabei durch deren Anspannung die Stimmritze verengert wird, wobei gleichzeitig der Kehlkopfeingang geöffnet ist. Die wechselnde Tonhöhe und Klangfarbe wird durch Modifikation der Stellungen der von Muskeln bewegten Knorpelteile des Kehlkopfes und die damit verbundene Abänderung der Stimmbänderspannung erreicht.

Wir kommen nun zu den äußerlich am meisten auffallenden Lebensäußerungen des Frosches, das sind die Bewegungen des Rumpfes und der Gliedmaßen. Die mit ihren Enden an den Teilen des Knochenskeletts ansitzenden Muskeln sind es, welche vermöge ihrer Kontraktilität jene Bewegungen hervorrufen. Im nächsten Abschnitt werden wir uns ausführlicher mit der Tätigkeit der Muskeln befassen; hier sei zunächst einiges über die Bewegungsarten des Frosches selbst mitgeteilt, von denen auf dem Lande das Springen, im Wasser das Schwimmen wichtig sind. Die Fähigkeit, sich durch die langen Hinterbeine vom Boden abzuschnellen, ist allen unseren Fröschen, wenn auch in verschiedenem Maße eigen. Dabei ist es von Interesse, zu beobachten, auf welche Weise der Frosch es zu regulieren vermag, ob er hoch oder weit springen will. Schickt er sich nämlich zum Hochsprung an, so zieht er das den Angriffspunkt der die Bewegung verursachenden Hinterbeine bildende Becken dicht unter den Körper, indem er die Darmbeinflügel stark gegen die Wirbelsäule einwinkelt, welche durch Streckung der vorderen Extremitäten steil aufgerichtet ist. Der Schwerpunkt des Körpers kommt so beinahe senkrecht über jene Ansatzstelle der nach oben wirkenden Kraft der Hinterbeine zu liegen, und deren Streckung muß den Frosch notwendigerweise in die Höhe schleudern. Vor dem Weitsprung dagegen stellt der Frosch seine Darmbeinflügel ziemlich in die Verlängerung der Wirbelsäule, der Ansatzpunkt der Kraft kommt dadurch weit hinter den Körperschwerpunkt zu liegen und das Strecken der Hinterbeine muß den Körper vor allem nach vorn treiben. Am Ende des Sprunges sind es dann hauptsächlich die vorderen Extremitäten, welche den Stoß beim Berühren des Bodens elastisch auffangen.

Im Wasser zeigen sich die Frösche als elegante Schwimmer, und wie auf dem Lande, sind es auch hier die hinteren Extremitäten, welche als die

eigentlichen Bewegungsorgane wirken. Sie werden mit gespreizten Schwimmhäuten kräftig nach hinten gestoßen und dann wieder mit geschlossenen Zehen dicht an den Leib gezogen. Die vorderen Extremitäten beteiligen sich nicht als aktiv treibende Ruder, sondern werden ruhig in natürlicher Stellung unter der Brust gehalten; wohl aber wirken sie durch kleine Bewegungen als Steuer, um dem schwimmenden Körper die Richtung zu geben. Die Lungen wirken beim Schwimmen als hydrostatische Apparate wie die Schwimmblasen der Fische. Marcacci hat gezeigt, daß sich der Lungen beraubte Frösche nicht mehr über Wasser halten können, und daß andererseits solche mit künstlich aufgeblasenen Lungen nicht mehr zu tauchen vermögen.

2. Die Muskeltätigkeit.

Wie wir im morphologischen Teil sahen, gibt es glatte und quergestreifte Muskeln, welche beim Frosch beide eine ausgiebige Verwendung finden. Da die physiologische Tätigkeit der ausschließlich quergestreifte Elemente enthaltenden Skelettmuskeln, welche Kopf, Rumpf und Extremitäten bewegen, am besten bekannt ist, wollen wir unsere Betrachtung auf sie beschränken.

Jeder Muskel kann durch äußere oder innere Einflüsse, sogenannte Reize, zur Tätigkeit angeregt werden. Diese Tätigkeit eines Muskels äußert sich dann in einer als Kontraktion bezeichneten Verkürzung seiner Masse; im allgemeinen erfolgt auf einen einzigen Reiz eine einmalige Zuckung. Wird ein Muskel an einer beschränkten Stelle gereizt, so läuft die Kontraktion in Form einer sehr raschen Welle nach beiden Seiten über seine ganze Länge. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit dieser Welle beträgt beim Froschmuskel im Durchschnitt 3—4 m in der Sekunde. Die bei der Zuckung eintretende Verkürzung hat man an isolierten, frei an einem Ende aufgehängten Muskeln gemessen und gefunden, daß sie sich bei den verschiedenartigsten ungefähr gleich verhält; die Länge eines solchen freien Muskels nimmt etwa um $^5/_6$ ihrer Ausdehnung ab. Im Körper des Tieres dagegen kommen solche gewaltige Zusammenziehungen nicht vor, da die Muskelenden an den nur geringe Verkürzungen zulassenden Teilen des Skeletts befestigt sind. Im entsprechenden Maße, wie sich ein Muskel verkürzt, nimmt auch sein Durchmesser an Ausdehnung zu, sodaß also das Volumen des Muskels stets das gleiche bleibt. Die Kraft, mit welcher sich der Muskel kontrahiert, hat man physikalisch genau bestimmt und gefunden, daß sie bei allen quergestreiften Muskeln eines Tieres immer proportional dem Querschnitt des Muskels, aber unabhängig von dessen Länge ist. So beträgt die „absolute Kraft", welche man auf den Querschnitt von 1 qcm berechnet, beim Frosch 2,8—3,0 kg. Der Wadenmuskel des Frosches (M. gastrocnemius) hebt ein Gewicht von mehr als 1 kg. Da meist ein geringfügiger Reiz genügt, um eine solche im Verhältnis zu ihm gewaltige Leistung hervorzubringen, so ist es ohne weiteres klar, daß der Reiz nur als Auslösung von Energien wirkt, die im Muskel aufgespeichert sind, so wie etwa ein leichtes Bewegen

des Ventilhebels die viele Zentner schwere Masse des Dampfhammers in Bewegung setzt.

Die Zusammensetzung eines Muskels aus Fibrillen und deren Aufbau aus einzelnen Segmenten wurde früher schon geschildert. (Vgl. S. 28.) Fig. 80 gibt noch einmal eine Übersicht über ein solches Muskelsegment. In bezug auf die verschiedenen Zonen in diesen Segmenten ist nun nachgewiesen, daß die Kontraktion eine Volumenzunahme der anisotropen und eine Volumenabnahme der isotropen Schicht bedingt, obgleich das Volumen des ganzen Segments für sich betrachtet sich nicht verändert.

Fig. 80.

Schema eines Muskelsegments. (n. Verworn.)

Von den Theorien, welche die Kontraktion des Muskels zu erklären suchen, seien hier folgende erwähnt: Nach Engelmann ist die Kontraktion in einer Quellung zu sehen, indem die anisotrope Substanz während der Kontraktion aus der isotropen Wasser aufnehmen soll. Als Reiz soll dabei die durch Oxydation von Kohlehydraten im Muskel gebildete Wärme fungieren. Eine im Wasser durch ein Gewicht ausgespannte Darmsaite zieht sich infolge Imbibition mit Wasser bei dessen plötzlicher Erwärmung zusammen. Bernstein und andere sehen die Ursache der Kontraktion in der Wirkung der Oberflächenspannung zwischen den Fibrillen und der umgebenden Flüssigkeit. Wie die Physik lehrt, strebt in jeder Flüssigkeit die Oberflächenspannung danach, die Oberfläche auf das kleinstmögliche Maß herabzusetzen, also die Flüssigkeitsgrenze der Form einer Kugel zu nähern. Dasselbe ist der Fall, wenn zwei flüssige Stoffe, die sich nicht mischen, einander mit ihren Oberflächen berühren. Beim Muskel haben wir es mit den halbflüssigen kolloidalen Eiweißkörpern der Muskelsubstanz und anderen dieselben umgebenden Flüssigkeiten zu tun. Nach Bernstein sind die Fibrillen aus kleinsten Ellipsoiden zusammengesetzt, deren Längsachse der Richtung der Fibrillen parallel läuft. Der die Muskelbewegung verursachende Reiz soll dadurch wirken, daß er die Oberflächenspannung dieser Ellipsoide erhöht, worauf sie kugelförmiger werden und damit zugleich die Gesamtlänge des Muskels vermindern. — Endlich schließt Hermann, daß die Kontraktion in einer Gerinnung ihre Ursache habe. Die auch hier wieder supponierte Oberflächenspannung fällt wahrscheinlich die im Muskel vorhandenen kolloidalen Eiweißlösungen.

Im Leben wirkt auf den Muskel im allgemeinen stets nur der von den Nerven übermittelte Reiz. Es hat sich aber gezeigt, daß die Muskeln auch selbst direkt auf die verschiedensten Arten von Reizen reagieren. Sie sind irritabel, wie man sagt, und haben diese Eigenschaft mit jeder lebendigen Substanz gemeinsam, nur daß die Reizbarkeit bei ihnen in erhöhtem Maße auftritt, da sie eben bei der im vielzelligen Organismus eingetretenen Arbeitsteilung der Zellen im Zusammenhang mit dem Nervensystem gerade diese Funktion übernommen haben. Die Muskelsubstanz selbst kann zu Kontraktionen veranlaßt werden sowohl durch mechanische, als thermische, chemische und elektrische Reize. Als mechanischer Reiz wirkt jedes Drücken, Klopfen, Dehnen und Stechen; der Muskel antwortet durch eine meist einmalige Zuckung darauf und dehnt sich hierauf sofort wieder zur ursprünglichen Länge aus.

Ebenso verursacht jede Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur ein Zusammenziehen. Die verschiedensten chemischen Stoffe veranlassen den Muskel zur Tätigkeit, sowohl in flüssiger Form, wie die Lösungen von Salzen, Säuren, Alkalien usw., als auch in Gasform, hier vor allem Ammoniak (NH_3). Am sichersten aber wird der Muskel zur Zusammenziehung gebracht durch die Einwirkung des elektrischen Stromes. Aber nicht der den Muskel durchfließende Strom erweist sich hier als Reiz, sondern nur Stromschwankungen, vor allem das Öffnen und Schließen des Stroms.

Läßt man ein und denselben Reiz mehrmals hintereinander einwirken, so erfolgt, anfangs wenigstens, jedesmal eine Kontraktion des Muskels. Mit Hilfe der elektrischen Reizung hat man es nun in der Hand, die einzelnen Reize sich beliebig schnell folgen zu lassen, und da zeigt es sich, daß ein gewisser Zeitraum zwischen zwei Reizen nötig ist, wenn sich der Muskel wieder auf seine gewöhnliche Länge ausdehnen soll. Folgen die einzelnen Reizungen schneller aufeinander, als je einmal in jenem zur Erschlaffung erforderlichen Zeitraum, so bleibt der Muskel ständig kontrahiert, scheinbar bewegungslos in einer Art Starrkrampf, die man Tetanus nennt. Beim Froschmuskel genügen rhythmisch intermittierende Induktionsströme von 12 bis 20 Reizungen in der Sekunde, um einen Tetanus hervorzurufen. Der Krampf ist aber nur ein scheinbarer, denn anderweitige Beobachtungen haben ergeben, daß der Muskel auf jeden Reiz hin zu einer neuen Tätigkeitsphase übergeht, die nur äußerlich nicht sichtbar wird, weil er sich schon auf den ersten Reiz hin kontrahiert hatte, und nun nicht mehr die Zeit fand, sich auszudehnen. Die Kraft eines tetanisierten Muskels ist entsprechend dieser Tatsache auch 2—3mal so groß als die eines nur einmal gereizten. Ebenso steht hiermit die beim Tetanus beobachtete Steigerung der Lebenstätigkeit des Muskels im Einklang; es wird z. B. mehr Glykogen verbraucht, der Stoffwechsel ist ein intensiverer, die Wärmeproduktion steigt. Auch durch die vom Nerven ausgehenden Reize kann ein Tetanus hervorgerufen werden, so z. B. in den Beugemuskeln der Arme der Froschmännchen bei der Umklammerung des Weibchen zurzeit der Begattung.

Während einerseits die Tetanisierung gegenüber einer Einzelzuckung eine Steigerung der Leistungen des Muskels verursacht, so zeigt sich andererseits nach oftmaliger Reizung in nicht so rasch aufeinander folgenden Intervallen eine Abnahme der Leistungsfähigkeit der Muskeln, eine Verminderung der Erregbarkeit für Reize, welche wir Ermüdung nennen. Der Reizerfolg wird bei gleichbleibender Intensität des Reizes immer geringer und schließlich gleich Null. Zur Untersuchung dieser Erscheinungen bedient man sich eines Myographions (= Muskelschreiber). Im Prinzip wird bei einem solchen die Bewegung des freien Endes eines senkrecht aufgehängten Muskels auf einen Hebel übertragen, dessen Ende mit einer Spitze auf einem rotierenden berußten Cylinder eine entsprechende Kurve zeichnet. Gewöhnlich wird an das untere Ende des Muskels ein Gewicht gehängt, um Schleuderungen des Hebels zu vermeiden. Mit diesem Apparat hat man nun nachgewiesen, daß infolge der Ermüdung die Arbeitsleistung immer geringer wird, und daß

die Dauer jeder einzelnen Zuckung immer mehr zunimmt, indem besonders die Ausdehnung des Muskels mit fortschreitender Ermüdung immer langsamer vor sich geht. — Die Ursache der Ermüdung ist wohl darin zu sehen, daß durch den fortgesetzt erhöhten Stoffwechsel im Muskel die Reservestoffe desselben verbraucht werden und deshalb auch der Muskel nicht mehr seine normale Leistung vollbringen kann. Es ist sodann auch die Erregbarkeit selbst abhängig von einer normalen Ernährung des Muskels, für die wieder die Hauptbedingung die ständige Herbeischaffung von Nahrung durch das Blut ist. Bei fast völligem Aufbrauch der Reservestoffe in dem Muskel tritt „Erschöpfung" ein. Es kann aber auch die Ermüdung möglicherweise z. T. darin begründet sein, daß durch die Tätigkeit des Muskels mehr Endprodukte des Stoffwechsels entstehen, als das Blut sogleich wegschaffen kann. Diese Zersetzungsprodukte, unter denen die Kohlensäure eine Hauptrolle spielt, werden in dieser Hinsicht als „Ermüdungsstoffe" bezeichnet, deren Anhäufung direkt schädlich wirken kann. Die Zersetzung der vorrätigen Nahrungsstoffe geht nun schneller oder langsamer vor sich, je nach den Leistungen, zu denen der Muskel herangezogen wird. Froschmuskeln sind noch 4—6 Tage nach ihrer Entfernung aus dem Körper erregbar, wenn sie bei mittlerer Temperatur feucht aufbewahrt werden.

Der Stoffwechsel im Muskel selbst bietet einiges physiologisch Interessante. Ein wichtiger Bestandteil der Muskeln ist ein Eiweißstoff, das Myosin. Während die untätigen Muskeln neutral oder schwach alkalisch reagieren, wird ihre Reaktion bei der Tätigkeit eine sauere. Diese Veränderung beruht auf der Bildung von sogenannter Fleischmilchsäure auf Kosten des im Muskel vorhandenen Glykogens. Wir sahen ja schon, daß die Tätigkeit des Muskels mit einer Spaltung und Oxydation der in der Nahrung enthaltenen und im Muskel selbst aufgespeicherten organischen Substanzen verbunden ist. Die Endprodukte dieser Zersetzung sind vornehmlich jene Fleischmilchsäure, ferner Kohlensäure und Wasser. Die Arbeit, welche der Muskel leistet, stammt direkt aus der chemischen Energie, welche durch die Umsetzung jener Substanzen frei wird; wir haben im Muskel also eine chemodynamische Maschine vor uns. Von dem gesteigerten Stoffwechsel während der Tätigkeit zeugen der größere Sauerstoffverbrauch, die Abnahme des Glykogens. Die eigentliche Kraftquelle des Muskels sind die Kohlehydrate. Sie sind unbedingt nötig, wenn die Muskeln dauernd arbeitsfähig erhalten werden sollen; sie liefern die Energie, welche sich in die Arbeit des Muskels umsetzt. Andererseits aber bedarf der Muskel auch stickstoffhaltiger Nahrung, um sich selbst, seine Substanz, ständig erneuern zu können.

Neben den großen in Form von Zuckungen äußerlich sichtbaren Leistungen des Muskels treten aber auch noch andere, allerdings weniger sinnfällige auf. So wird durch den Stoffumsatz bei der Kontraktion des Muskels Wärme produziert. Helmholtz hat am isolierten Froschmuskel während einer 2—3 Minuten langen tetanischen Zusammenziehung eine Temperatursteigerung von 0,14 bis 0,18° beobachtet. Auch bei einer einzelnen Zuckung steigt schon die Wärme des Muskels, wie man mit äußerst feinen Thermosäulen aus Wis-

muth und Antimon gefunden hat, um 0,001—0,005°C. Viel bedeutender als diese thermischen sind die elektrischen Eigenschaften des Muskels.

Eine längst bekannte Erscheinung ist die Entstehung einer elektrischen Spannung zwischen zwei Stellen eines Muskels, an denen sich verschiedene chemische Vorgänge abspielen. Man weist diese elektrische Spannung nach, indem man an jene Stellen die Enden zweier mit einem Galvanometer (Multiplikator) verbundener Kupferdrähte bringt. Es fließt dann in den Drähten ein elektrischer Strom, der durch den Ausschlag der Magnetnadel angezeigt wird. Es empfiehlt sich, nicht die Drahtenden selbst mit dem Muskel in Berührung zu bringen, vielmehr befestigt man an ihnen sogenannte „unpolarisierbare Elektroden", bei denen der Strom eine Strecke weit durch eine konzentrierte Zinksulfatlösung geleitet wird, in die einerseits ein amalgamierter Zinkstab taucht, und die andererseits durch einen Thonpfropf mit einem spitzen Pinsel in Verbindung steht, der an die betreffende Stelle des Muskels angelegt wird. Diese Elektroden verhindern, daß ein Polarisationsstrom, welcher dem eigentlichen Strom entgegengesetzt gerichtet ist, entsteht und die Ergebnisse des Versuchs beeinflußt. Die Versuche mit diesem Apparat zeigen nun, daß ein ruhender Muskel, in welchem sich überall dieselben chemischen Prozesse abspielen, stromlos ist; — daß ferner ein verletzter Muskel, bei dem die eine Elektrode an den Querschnitt, die andere an die Oberfläche angelegt wird, einen Strom ergibt, der von letzterer nach dem Querschnitt verläuft, daß dieser also elektronegativ ist, „Längsquerschnittstrom"; — und endlich, daß ein Muskel, über den eine Kontraktionswelle läuft, in dem also ebenso wie im vorigen Falle heftige chemische Umsetzungen stattfinden, auch einen solchen Strom gibt, wobei die tätige Stelle negativ ist.

Während einer Reizung nimmt der Längs-Querschnittstrom ab. Du-Bois-Reymond hat diese Erscheinung „die negative Schwankung des Muskelstromes" genannt.

Von dem im vorigen erwähnten Krampf, dem Tetanus, ist wohl zu unterscheiden die sogenannte Starre der Muskeln, welche aus verschiedenen Ursachen eintreten kann. Sie ist begründet durch eine Gerinnung, ein wirkliches Festwerden der organischen Substanz, vor allem des Myosins. Diese Gerinnung tritt am häufigsten ein bei zu starker Erhöhung der Temperatur. Schon durch das Eintauchen in warmes Wasser von 40°C. kann man Froschmuskeln in den Zustand der „Wärmestarre" versetzen. Eine ähnliche Veränderung der Muskelsubstanz findet bei der Totenstarre statt, welche einige Zeit nach dem Ableben des Tieres aufzutreten pflegt. Die Muskeln sind dann völlig hart und unbeweglich und werden erst nach einiger Zeit wieder biegsam.

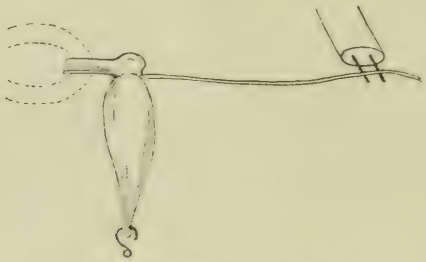
3. Die Nerventätigkeit.

Physiologisch unterscheidet man bei den centrifugal leitenden Nerven: motorische, sekretorische und Hemmungsnerven, je nachdem sie Muskeln oder Drüsen zur Tätigkeit veranlassen oder eine Leistung solcher Organe hemmen.

Die centripetal leitenden Nerven dagegen sind teils sensible und sensorische oder andere Hemmungsnerven, von denen die ersten beiden Gruppen Reize von den freien Nervenenden resp. von den Sinnesorganen zum Centralnervensystem führen, während die der letzten Gruppe auf bestimmte Nervencentren einen hemmenden Einfluß ausüben.

Die Nerven lassen sich in ähnlicher Weise, wie die Muskeln durch Reize zur Tätigkeit anregen. Um diese Nerventätigkeit nachzuweisen, bedient man sich eines sogenannten Nervenmuskelpräparats, das heißt eines Nerven mit dem von ihm innervierten Muskel, welcher die einzelnen Erregungen des Nerven durch seine Zuckungen markiert. Obgleich die Nerven meist aus einer größeren oder kleineren Anzahl von Nervenfasern zusammengesetzt sind, so werden die Reize doch von jeder einzelnen Faser unabhängig von den andern getrennt weitergeleitet. Die Markscheide jeder Faser scheint dabei gleichsam als Isolator zu wirken. Die Geschwindigkeit, mit der eine Erregung in den motorischen Nerven beim Frosch vorwärts schreitet, hat

Fig. 81.



Nervenmuskelpräparat.

man auf 26,4 m in der Sekunde angegeben. Auch für den Nerven gilt dasselbe, was wir bei dem Muskel fanden; die Einwirkung eines Reizes ist lediglich eine Auslösung von Spannkräften, indem sich hier in der Nervensubstanz physikalische und chemische Prozesse miteinander kombiniert abspielen. Sehr treffend hat man den Nerven mit einer Zündschnur, den von ihm erregten Muskel aber mit der von jener entzündeten Pulvermine verglichen. Beim Abbrennen der Zündschnur lösen sich ja ebenfalls von Teilchen zu Teilchen die in ihrem Pulver enthaltenen chemischen Spannkräfte nacheinander aus, bis sie die in der Mine aufgespeicherte gewaltige Energie zur Auslösung bringen.

Die Reize, welche den Nerven zur Tätigkeit veranlassen, können ähnlich denen, welche die Zuckungen der Muskeln bewirken, verschiedener Natur sein. Als mechanische Reize wirken das Dehnen, Drücken, Stechen etc., aber immer nur, wenn sie mit einer gewissen mittleren Geschwindigkeit appliziert werden.

Chemische Stoffe können ebenfalls den Nerven in Erregung versetzen; besonders auch die Wasserentziehung z. B. durch Aufhängen über Schwefelsäure. Dagegen zeigen sich thermische Reize zwischen —4° bis +54° C. als ziemlich unwirksam, vor allem, wenn die Temperatur allmählich geändert wird. Erst über und unter diesen Grenzen macht sich eine deutliche Erregung des Nerven bemerkbar. Von den elektrischen Reizen berühren den Nerven nur Stromschwankungen, die mit mittlerer Geschwindigkeit einwirken. Bei schneller Aufeinanderfolge rufen sie einen Tetanus des Muskels hervor.

Bekannt ist jene für die Elektrizitätslehre so bedeutungsvolle Beobachtung Luigi Galvani's vom 6. Nov. 1780, die der Bologneser Naturforscher an enthäuteten Froschschenkeln machte, welche für seine kranke Gattin bestimmt, zufällig in der Nähe seiner Elektrisiermaschine lagen und jedesmal in Zuckungen gerieten, wenn dem Konduktor ein Funken entnommen wurde. Galvani, welcher sofort die Einwirkung der Elektrizität auf Nerven und Muskeln erkannte, suchte durch genaue Experimente Klarheit über die Art und Weise dieser Beeinflussung zu gewinnen, und hing solche Froschschenkel mittels Kupferdraht an das eiserne Geländer seines Balkons, um, wie er meinte, die Luftelektrizität darauf wirken zu lassen. So oft nun dieselben durch den Wind gegen das Eisen geschlagen wurden, zeigten sich die gleichen Zuckungen. — Wenige Jahre später wies Volta nach, daß jene von Galvani gegebene Deutung des Vorgangs falsch war, indem er zeigte, daß durch die Berührung zweier Metalle mit einem feuchten Leiter ein elektrischer Strom erzeugt wird, und daß dies auch der Fall war bei jenem Experiment Galvani's, bei welchem der Kupferdraht und das Eisen des Geländers als Elektroden wirkten. Auf alle Fälle ist aber Galvani derjenige, welcher zuerst auf die Reizbarkeit der Nerven und Muskeln durch Elektrizität aufmerksam wurde. Der eigentliche Volta'sche Froschschenkelversuch besteht darin, daß man einen Kupferdraht mit einem Zinkdraht verlötet oder durch Umwickeln an jenem befestigt und das eine Ende der so entstehenden Stromleitung mit den aus dem Rückenmark austretenden Beinnerven des Frosches, das andere Ende aber mit den von der Haut entblößten Schenkelmuskeln in Berührung bringt. Sobald die erfolgt ist, wird eine Zuckung eintreten und ebenso bei Unterbrechung der Berührung.

Ein Nerv leitet von der gereizten Stelle aus die Erregung in doppelter Richtung weiter, sowohl peripher als auch central. Man macht sich das durch den sogenannten „Zweizipfelversuch" am M. gracilis, einem der Adduktoren an der Innenseite des Oberschenkels, klar. Der zuleitende motorische Nerv gabelt sich in mehrere Enden, und wenn man den Muskel, nachdem man ihn zusammen mit dem Nerven isoliert hat, so in zwei Stücke zerschneidet, daß jedes von ihnen ein solches Nervenende enthält, der Nerv selbst aber bis zur Gabelungsstelle unverletzt bleibt, so zuckt auf die Reizung des einen Nervenastes zugleich auch das Muskelstück des andern.

Die Erregbarkeit der Nerven wird beeinflußt von der Ernährung und bedarf eines regelmäßigen Wechsels zwischen Ruhe und Tätigkeit, sowie des Zusammenhanges mit einem der Centralorgane. — Von großer Bedeutung für physiologische Untersuchungen ist der Einfluß eines unter dem Namen Curare bekannten Giftes auf den Nerven. Das Curare ist ein aus dem Safte von Strychnosarten gewonnenes Harz, dessen sich die Indianer am Orinoko und Amazonenstrom zum Vergiften ihrer Pfeile bedienen. Es hat die merkwürdige Eigenschaft, die motorischen Endorgane der Nerven im

Muskel vollständig zu lähmen. Nach seiner Einwirkung werden deshalb sämtliche Muskeln bewegungsunfähig, da die natürlichen Reize durch die Nerven ausbleiben; wohl aber behalten sie ihre eigene Irritabilität bei. Die übrigen Tätigkeiten des Körpers werden durch das Gift nicht gestört. Die Blutzirkulation geht weiter, die sensiblen Nerven und die Centralorgane funktionieren. Dagegen sistiert die Lungenatmung, da sie ja beim Frosch an die durch Muskeln bewirkten Schluckbewegungen usw. gebunden ist. Die nicht gestörte Hautatmung kann dem Tier wenigstens für lange Zeit die Lungenatmung ersetzen. Wenn die verabreichten Dosen des Giftes nicht zu groß waren, kann sich der Frosch wieder erholen, indem das Gift durch die Nieren aus dem Organismus entfernt wird.

An Nerven kann man einen elektrischen Nervenstrom zwischen Oberfläche und Querschnitt feststellen, der ebenso wie der Muskelstrom eine „negative Schwankung“ zeigt, wenn der Nerv gereizt wird. Ein auf den Nerven einwirkender konstanter elektrischer Strom ändert dessen elektromotorischen Kräfte und auch seine Erregbarkeit. Über die sich bei der Tätigkeit der Nerven abspielenden chemischen Vorgänge haben die Untersuchungen bisher so gut wie nichts ergeben. Im Gegensatz zum Muskel ist der markhaltige Nerv praktisch völlig unermüdbar.

Am lebenden Frosch können wir die Nerventätigkeit an den Bewegungen seiner Muskeln nachweisen. Je nach den Bedingungen, unter denen solche Bewegungen erfolgen, unterscheidet man: automatische Bewegungen, wie die Atembewegung, die Herzkontraktion, die Kontraktion der Blutgefäße u. s. w., die durch innere, von den Organen und besonderen Centren ausgehende Reize hervorgerufen werden; Reflexbewegungen, die immer auf einen bestimmten den Körper treffenden Reiz genau in der gleichen Weise antworten, und spontane Bewegungen, welche man wegen des scheinbaren Fehlens einer Ursache als willkürliche bezeichnet hat, das heißt als solche, bei denen die materielle Kausalreihe durch das Eingreifen eines unmateriellen psychischen Faktors unterbrochen werden soll.

Die Reize für die automatischen Bewegungen gehen von besonderen Centren aus und wiederholen sich entweder „rhythmisch“, wie bei den Atembewegungen, oder wir haben es mit einer „tonischen“, d. h. anhaltenden Reizung zu tun, wie bei den Blutgefäßen, die zwar erweitert werden können, aber sich ständig in einer gewissen Spannung befinden. Die automatischen Nervencentren, welche die Kontraktion der Herzmuskeln veranlassen, liegen im Herzen selbst am Sinus venosus und im Septum atriorum sowie in der Atrioventrikularfurche. Da sie also auch bei der Herausnahme des Herzens aus dem Körper mit ihm in Verbindung bleiben, so erklärt sich jene Tatsache, daß ein vor dem Austrocknen geschütztes isoliertes Froschherz mehrere Tage lang weiterpulsieren kann.

Die Blutgefäße stehen unter dem Einfluß sogenannter vasomotorischer Centren, die in der Medulla oblongata gelegen sind. Durchschneidet man

das Halsmark eines Frosches, so tritt eine Erweiterung der im Rumpf gelegenen Blutgefäße ein, da eben die von jenen Centren ausgehenden Erregungen wegen der durch den Schnitt verursachten Unterbrechung sie nicht mehr in Spannung halten können. Die Gefäße des Kopfes behalten dagegen ihren jeweiligen Durchmesser bei, denn sie stehen ja nach wie vor im Zusammenhang mit ihren Centren.

Zum Zustandekommen einer Reflexbewegung ist immer nötig, daß ein centripetal leitender Nerv an seinem peripheren Ende von einem Reiz getroffen wird. Durch Vermittelung centraler Ganglienzellen überträgt sich dann der Reiz auf einen motorischen Nerven, der endlich seinerseits die Bewegung des Muskels bewirkt. Die ganze dabei in Mitleidenschaft gezogene nervöse Leitungsbahn nennt man einen „Reflexbogen". Die hauptsächlichsten Centren für die Reflexbewegungen liegen im Rückenmark. Es können diese Bewegungen aber gehemmt werden durch besondere Centren, die dann meist im Gehirn gelegen sind. So hemmen z. B. einige Äste des Vagus die Herzbewegung. Goltz (1869) — im Jahre 1848 auch schon C. H. Weber — zeigte dies, indem er durch starkes Klopfen auf den Bauch eines Frosches das Herz zum Stillstand brachte; von den Baucheingeweiden werden dabei jene Vagusäste des Herzens reflektorisch erregt. Nach Durchschneidung des Vagus trat eine Unterbrechung der Herztätigkeit nicht ein. Zugleich fand Goltz, daß die Reflexhemmung auch durch starke Reizung anderer Nerven wieder aufgehoben werden könnte. So arbeitete das Herz ebenfalls weiter, trotz der Schläge auf den Bauch, wenn G. die Haut oder einen Beinnerven des Frosches gleichzeitig durch einen kräftigen elektrischen Strom reizte. — Man hat die Dauer des Ablaufs eines Reflexes nach Reizung eines sensiblen Nerven mittels eines besonders konstruierten Myographions gemessen und $^1/_{10}$—$^1/_{30}$ Sekunde als mittleren Wert erhalten. Diese Zeit ist demnach viel länger, als wir für die Reizleitung im einzelnen Nerven fanden; die Verzögerung muß wohl während des Passierens der Erregung durch die Ganglienzellen der Centralorgane stattfinden.

Da ständig auf den Organismus eine Fülle von äußeren Reizen einwirken, zu denen sich noch eine Menge von inneren gesellen, so herrscht eine fortwährend wechselnde Erregung und demzufolge auch eine ebensolche Spannung der davon betroffenen Muskeln im Körper, welche man den Muskeltonus genannt hat.

Die scheinbar „spontanen Bewegungen", durch die sich der Frosch von der Stelle bewegt, seiner Beute nachgeht, den Verfolger flieht, in der Brunstzeit das andere Geschlecht aufsucht u. s. w., geschehen vor allem durch die Vermittelung des Großhirns. Wie wir die automatischen und die Reflexbewegungen als Wirkungen von Reizen kennen lernten, so hat man auch für diese „spontanen" Bewegungen mehrfach den Nachweis führen können, daß sie nichts weiter sind als höchst komplizierte Reflexe. Wenn es auch wegen der überaus komplizierten Beschaffenheit des dabei mitwirkenden Mechanismus nicht möglich ist, alle Bewegungen des Frosches auf diese Weise kausal tatsächlich zu erklären, so ergibt sich doch aus

der Beobachtung der gesamten Tierwelt, daß ihrer Zurückführung auf materielle, physiko-chemische Faktoren prinzipiell nichts im Wege steht. Es ist für uns einfacher zu denken, daß alle sich an der Materie (zu der ja auch der tierische Organismus gehört) abspielenden Vorgänge den gleichen physiko-chemischen Gesetzen gehorchen, und wenn diese auch noch so kompliziert in Erscheinung treten, als eine Diskontinuität anzunehmen, wie sie ja eine Unterbrechung der materiellen Kausalreihe durch das Eingreifen metaphysischer (vielleicht psychischer) Faktoren wäre. Da die moderne Physiologie und Tierpsychologie gezeigt hat, daß im Prinzip eine kausale Erklärung der Handlungen der Tiere möglich ist, so sind wir nach jenem Grundsatz der Sparsamkeit des Denkens, wie ihn Avenarius 1876 zum ersten Male in seiner „Philosophie als Denken der Welt gemäß dem Prinzip des kleinsten Kraftmaßes" in bestimmte Form gefaßt hat, gezwungen, auf das Eingreifen metaphysischer teleologischer Prinzipien zu verzichten, auch wenn diese scheinbar eine viel einfachere Erklärung zulassen, denn sie müssen stets etwas der Materie Heterogenes sein, und ihre Verwendung machte das Denken zwar „einfach", aber nicht „einheitlich". In dem diesem Abschnitt anhangsweise beigefügten Kapitel über die Psychologie des Frosches sollen diese Fragen nochmals behandelt werden. Hier folgen zunächst einige der interessantesten Experimente, durch die man das Vorkommen von Reflexen nachgewiesen hat, wo scheinbar spontane, durch die Willkür geleitete Bewegungen vorliegen.

Der Verlust des Großhirns macht den Frosch unfähig, sich selbständig, spontan zu bewegen; er sucht sich keine Nahrung mehr und würde verhungern, wenn man ihn nicht regelmäßig fütterte. Geschieht dies aber, und hält man ihn auch sonst unter günstigen Bedingungen, vor allem genügend feucht, so kann ein solcher Frosch noch sehr lange Zeit leben. Er wird auf äußere Reize durch Reflexbewegungen antworten, wie es ein unverletztes Tier tut. Goltz hat zahlreiche derartige Versuche angestellt, indem er bei Fröschen entweder das Großhirn ganz entfernte oder wenigstens dessen Einfluß auf das übrige Nervensystem durch einen queren Schnitt hinter den Hemisphären unterbrach. Er hat solche Tiere mehr als 10 Monate lang am Leben erhalten, wobei er sie sogar auf einer mehrwöchentlichen Reise mit sich führte. Die Frösche, welche in der Natur doch scheinbar beliebig, wie es ihnen ihre Willkür eingibt, ihre Stimme erschallen lassen, quaken nach dem Verlust des Großhirns niemals mehr selbständig. Der genannte Forscher konnte aber zeigen, daß auch diese Funktion sich durch Reize nach Art eines Reflexes auslösen läßt. Streicht man nämlich mit dem feuchten Finger oder sonst einem runden glatten Gegenstand über den Rücken eines solchen Tieres, so läßt es jedesmal einen Quakton hören, der genau dem der in der Natur lebenden Frösche gleicht. Auch die Schallblasen werden dabei in der gewöhnlichen Weise vorgetrieben. Dieser Reflex tritt mit so absoluter Sicherheit ein, daß Goltz auf der Naturforscher-Versammlung zu Hannover im Jahre 1865 gelegentlich seines Vortrages über diesen Gegenstand eine Anzahl von mitgebrachten, von ihm in der angegebenen Weise operierten Fröschen genau so oft quaken lassen konnte, als ihm der Vorsitzende

auf seine Aufforderung hin angegeben hatte. Ein unverletzter Frosch quakt nach jenem Reiz nicht so regelmäßig. Es übt das Großhirn also bei ihm eine Funktion aus, die man sich als eine die Bewegungen des Körpers einheitlich regelnde, einander koordinierende vorzustellen hat. Bei den operierten Tieren kann der Reflex gehemmt werden durch das Einwirken von anderen starken Reizen, wie wir es bereits bei dem gelegentlich der Hemmung der Herzbewegungen angegebenen Versuch desselben Forschers sahen.

Auch jene Vorgänge im Nervensystem, welche das Froschmännchen in der Brunstzeit dazu treiben, das Weibchen zu umklammern, vermochte Goltz als Reflexe zu erklären, die durch einen verhältnismäßig einfachen Reiz unter Vermittlung eines besonderen Centrums ausgelöst werden. Ein unversehrter Frosch umarmt gewöhnlich nur Weibchen, da diese zur Brunstzeit eine starke Anziehungskraft für ihn besitzen. Goltz zeigte übrigens, daß es sowohl Gesichts-, wie Geruchs-, wie Gehörsreize sind, welche dabei von dem Weibchen auf das Männchen einwirken; männliche Frösche fanden die mit ihnen zusammen in geräumigen Behältern gehaltenen Weibchen stets, solange sie noch über einen der drei angegebenen Sinne verfügten, erst als man sie aller drei beraubt hatte, vermochten sie nicht mehr, selbständig die Vertreterinnen des andern Geschlechts zu finden. Die vom Männchen ausgeübte Umklammerung ist eine so intensive, daß keine anderen Reize das Tier veranlassen können, seine Arme zu lösen. Schon Spallanzani (1729—1799) war dies aufgefallen, und er hatte versucht, die Tiere durch Zufügen von allerlei Schmerzen zum Loslassen zu bringen, aber sogar wenn er ihnen beide Hinterschenkel abschnitt, hielten sie das Weibchen noch fest. Goltz fand nun durch Experimente, daß sogar des ganzen Kopfes beraubte Frösche in der Umklammerung beharren, und daß es zur Auslösung dieses Reflexes nur einer mechanischen leichten Reizung der Haut an der Brust eines Männchens bedarf. Ein dekapitiertes Männchen umarmt dann alles ohne Unterschied. Da das Centrum, welches den Umklammerungsreflex vermittelt, im vordersten Rückenmarkabschnitt innerhalb der ersten drei Wirbel liegt, so kann man den Reflex sogar noch an dem Bruchstück eines männlichen Frosches nachweisen, welches man erhält, wenn man das Tier vor dem ersten und hinter dem dritten Wirbel quer durchschneidet. Dagegen umklammert ein Männchen mit unverletztem Zentralnervensystem, dem man mit der Brusthaut auch die dortigen Nervenenden entfernt hat, selbst brünstige Weibchen nicht mehr.

Schließlich zeigt das Verhalten von dekapitierten Fröschen, daß sich viele äußerst zweckmäßige und darum scheinbar von einer Überlegung des Tieres geleitete Bewegungen im Prinzip nicht von jenen einfachen Reflexbewegungen unterscheiden. Derartige Tiere suchen sich intensiv wirkenden Reizen, wie einem Drücken mit einer Pincette oder einem Stechen mit einer Nadel durch die gleichen Abwehrbewegungen zu entziehen, wie ein unversehrter Frosch. Oft springen sie sogar mit einem Satz davon. Hängt man einen geköpften Frosch an dem Vorderende des Rumpfes auf und betupft eine Stelle seines Körpers mit Essigsäure, so macht er sofort mit einer

Extremität die richtigen Bewegungen, um die Säure abzuwischen. Verhindert man ihn daran, diese Extremität zu gebrauchen, so benutzt er eine andere.

Es mögen hier noch einige Versuche von Yerkes (1904) angeführt werden. Dieser amerikanische Forscher studierte die Fähigkeit des Frosches, Assoziationen zu bilden zwischen verschiedenartigen und zwischen zu verschiedenen Zeiten gesetzten Reizen. Er fand, daß der Frosch im Vergleich zu anderen Wirbeltieren nur sehr langsam solche Verknüpfungen zwischen derartigen Reizen bilden kann. Frösche, welche er in eine Kiste gesetzt hatte, deren einziger Ausgang in der unteren Hälfte durch eine Glasscheibe versperrt war, fanden sich wohl aus dieser heraus, lernten jedoch nicht bei öfterer Wiederholung des Versuchs, sofort die richtige Öffnung zu finden. Es wurden also keine Assoziationen gebildet. Anders verhielten sich Frösche, die Yerkes in ein Labyrinth brachte, dessen Ausgang in ein Wasserbassin führte, und dessen richtiger Eingang von dem falschen in einer Sackgasse endenden durch verschiedene Färbung der Wände (weiß resp. rot) unterschieden war. Da den Tieren jetzt die Farben bei der Wahl des Weges zu Hilfe kamen, so wählten sie nach 50—100 Versuchen regelmäßig den richtigen Weg. Vertauschte Yerkes nun bei sonst gleichen Bedingungen die Farben, so zeigte sich wieder eine große Verwirrung. Wurde das alte Verhältnis wiederhergestellt, so gingen die meisten der Frösche gleich wieder richtig. Irgendwelche andere Reize, wie z. B. das Berühren mit einem Stock, regte die Tiere auf und störte die Bildung von Assoziationen. Endlich modifizierte Yerkes diesen Versuch dadurch, daß er quer über den Boden des richtigen und des falschen Weges an identischen Stellen Drähte spannte und dem Frosch, wenn er den falschen Weg eingeschlagen hatte, mit Hilfe der Drähte einen elektrischen Induktionsschlag versetzte. Nachdem solch ein Frosch ein paar Mal die schmerzhaften Folgen seines Fehlgehens kennen gelernt hatte, hielt er sofort an, sobald er nur die Drähte berührte und zwar sowohl an der richtigen wie falschen Seite. Auf dem richtigen Wege drehte er sich einige Male um, kehrte aber nicht zurück; kam er dagegen auf dem falschen Wege mit den Drähten in Berührung, so drehte er sofort um und sprang nach der richtigen Seite, obgleich er gar keinen elektrischen Schlag erhielt. — Die einmal gebildeten Assoziationen halten wenigstens einen Monat an.

4. Die Tätigkeit der Sinnesorgane.

Geschmack? Bereits im morphologischen Teile wurde darauf hingewiesen, daß es sehr fraglich ist, ob dem Frosch ein besonderer Geschmackssinn überhaupt zukommt. Als perzipierende Endorgane hat man jene erwähnten „Endscheiben“ auf der Zunge und am Mundhöhlendach angesehen. Nach Bethe (1895) haben wir es bei ihnen jedoch mit Tastorganen zu tun, da sich vielerlei Gründe gegen eine Geschmacksfunktion anführen lassen. Gaupp bestätigt diese Ansicht Bethes.

Geruch. Der Geruchssinn ist nicht sehr hoch entwickelt, wie sich schon aus der ganzen Anordnung der in Frage kommenden Zellen schließen läßt. Physiologisch bemerkenswert ist die Tatsache, daß der Frosch niemals Wasser in seine Nasenhöhle gelangen läßt. Unter Wasser schließt er seine äußeren Nasenöffnungen. Der im morphologischen Teile (S. 66) erwähnte Abschnitt der Nasenhöhle, welcher dem Jakobson'schen Organ der höheren Wirbeltiere entspricht, übt wahrscheinlich vermöge seines Riechepithels eine Kontrolle über die aufgenommene Nahrung aus, indem nämlich die Exspirationsluft, welche die Lungen verläßt und in der Mundhöhle an etwa dort befindlichen Beutestücken vorbeistreicht, in ihn hineingepreßt wird, um dann nach einiger Zeit durch die äußeren Nasenöffnungen ins Freie zu gelangen.

Gehör. Da die Frösche selbst Töne hervorbringen, so ist anzunehmen, daß sie auch Schallwellen perzipieren können. Trotzdem reagieren sie nie auf einen Ton allein. Man kann sich ihnen in der Natur bis auf wenige Meter nähern, wenn sie am Ufer ihres Teiches sitzen. Erst, wenn sie eine Bewegung des Kommenden sehen, springen sie ins Wasser, um sich dort zu verstecken. Sobald erst einer gesprungen ist, gelingt es nur schwer, sich den andern zu nähern. Yerkes (1905) hat nun nachgewiesen, daß es nicht der Gesichtssinn ist, welcher die andern nach dem Sprunge des ersten zur Aufmerksamkeit reizte, indem er sie von der Flucht ihres Kameraden benachrichtigte. Vielmehr konnte Yerkes feststellen, daß auch solche Frösche sofort auf eine geringe Bewegung von ihm sprangen, welche den ersten nicht gesehen haben konnten. Es muß also der Gehörssinn sein, welcher die Tiere durch den wohlbekannten Ton des Hineinplatschens des ersten vor einer Gefahr warnt. Auf irgendwelche Geräusche oder Töne reagierten dagegen die Frösche nicht, obwohl Yerkes alle möglichen Klangfarben und Tonstärken vom Fallen eines Kiesels bis zum Pistolenschuß versuchte. Erst wenn eine Bewegung von ihnen gesehen wurde, sprangen sie ins Wasser. Besonders das Platschen eines gesprungenen Frosches oder der Schmerzensschrei eines andern dienen als Warnung, nach welcher die geringste Bewegung genügt, um sie zur Reaktion zu bringen. Deutlich zeigte dies ein großer Brüllfrosch, dem sich Yerkes bis auf kurze Distanz nähern konnte, obwohl schon alle andern im Wasser waren. Als er verwundert zusah, zeigte es sich, daß das ihm zugewandte Auge verletzt war, der Frosch ihn also nicht sehen konnte. Sobald er sich jedoch in das Gesichtsfeld des gesunden Auges brachte, war der Frosch „off like a flash".

Wenn man an einem Teich mit Fröschen vorübergeht, die gerade ihre Stimme weithin erschallen lassen, so verstummen sie gewöhnlich. Ein Frosch hat die Bewegung am Ufer gesehen und hört auf zu quaken, worauf auch die andern schweigen. Sobald aber einer wieder beginnt, fangen alle an. Das Aufhören ist eben ein Zeichen von Gefahr. Aus dieser Beobachtung geht zugleich hervor, daß die Frösche auch einander hören und eine große Stufenfolge von Tönen wahrnehmen, da ja die einzelnen ganz verschiedene Stimmen haben.

Yerkes prüfte den Einfluß des Gehörssinns der Frösche auf den Ablauf

anderer Reaktionen auch experimentell nach. Er verwendete als Klangreiz den Ton einer elektrischen Glocke und als andern Reiz einen Tastreiz, der eine genau meßbare Zeit nach dem Klangreiz gegeben werden konnte. Es zeigte sich, daß ein Ton, der eine Sekunde vor der Berührung erschallt, keinen Einfluß auf die Reaktion hat, daß dagegen ein solcher, der nicht länger als 0,35 Sekunden vorher gegeben wird, die Reaktion verstärkt. Erklingt der Ton aber nur 0,4—0,9 Sekunden vor dem Tastreiz, so wird die Reaktion auf diesen gehemmt. Yerkes erklärt diese Erscheinungen mit folgenden Worten: „Jeder Reiz veranlaßt einen Teil der Nervensubstanz, aus seinem ursprünglichen Zustande durch eine Phase gesteigerter Erregbarkeit, die wir als positive Phase bezeichnen können, in einen Zustand herabgesetzter Erregbarkeit, die negative Phase, überzugehen. Es folgt auf einen Zustand gesteigerter Irritabilität der Gewebe ein solcher von herabgesetzter Irritabilität. Wenn im Laufe der durch einen ersten Reiz hervorgerufenen Veränderungen ein zweiter Reiz wirksam wird, so wird sein Einfluß auf die Reaktion von der Phase im Zustand der Gewebe abhängen, in welcher er wirksam wird. Wenn sich das Nervensystem in einem Zustande gesteigerter Irritabilität befindet, und Reize nicht auf Sinnesgebiete wirken, deren Reaktionen antagonistisch zu einander sind, dann wird, wie gesagt, die Reaktion verstärkt werden; wird dagegen der zweite Reiz in der negativen Phase wirksam, so tritt partielle oder totale Hemmung ein."

Über die statische Funktion der mit dem Hörorgan verbundenen halbzirkelförmigen Kanäle und der Otolithen wurde das wesentliche bereits bei der Anatomie besprochen (s. S. 47). Hier sei nur erwähnt, daß nach Ewald (1894) die Reize, welche die Nervenenden in dem Labyrinth fortwährend treffen, einen beständigen Tonus der Muskulatur zur Folge haben, der als Ohrtonus bezeichnet wird.

Gesicht. Aus der Geschicklichkeit, mit welcher der Frosch seine Beute erhascht, aber auch aus dem Bau und der Größe seiner Augen kann man folgern, daß sein Gesichtssinn nicht schlecht ausgebildet ist. Im allgemeinen ist der Frosch ziemlich lichtscheu und bevorzugt die schattigen, dunklen Plätze, wie er denn auch am liebsten erst in der Dämmerungszeit auf den Beutefang ausgeht. Von den verschiedenen Farben bevorzugt er die roten. Goltz erzählt, wie sich Knaben dieses zu Nutze machen, indem sie die Frösche mit Angelhaken fangen, an denen als Köder Stückchen von rotem Zeug befestigt waren. Yerkes bewegte an der gläsernen Außenwand seines Froschbehälters ein rotes Papier und sah, wie die Frösche nach diesem sprangen.

Genaue Untersuchungen und Berechnungen haben ergeben, daß das Froschauge in der Luft leicht myopisch, d. h. kurzsichtig ist. (Beer 1898). Die Fernpunktdistanz bestimmte man auf 216—135 mm, sie kann sogar etwas größer sein. Hierdurch wird es dem Frosch ermöglicht, seine Nahrung zu erhaschen, sobald sie auf Sprungweite herangekommen ist. Im Wasser dagegen ist sein Auge hochgradig hypermetropisch, d. h. weitsichtig. Dies ist darin begründet, daß im Wasser die Brechung der Lichtstrahlen

an der stark gekrümmten Cornea wegfällt, da deren Lichtbrechungskoeffizient dem des Wassers beinahe gleich ist. Ein scharfes Einstellen eines Bildes auf der Netzhaut, ein Akkommodieren ist dem Frosch wohl nur in geringem Grade möglich. Tretjakoff (1906) fand in der hinteren Augenkammer einige Muskeln, welche die Linse bewegen und so den Abstand derselben von der Retina ein wenig verändern können. Die Folge davon ist, daß der Frosch im Wasser nur undeutlich sehen kann. Da er aber das Wasser auch nur aufsucht, um sich zu verbergen, niemals aber um dort Beute zu erjagen, und da die Wasseransammlungen, in die er sich rettet, meist durch ihre Trübheit ein deutliches Sehen ohnehin nicht gestatten, so scheint dieser Mangel das Tier nicht gerade sehr zu benachteiligen. In der Luft liegen die Verhältnisse für den Frosch bedeutend günstiger, denn obwohl die Starrheit des ganzen optischen Apparates zwar einen ganz bestimmten Abstand des zu sehenden Objektes vom Auge erfordert, damit ein scharfes Bild von diesem auf der Netzhaut zustandekommt, so werden doch durch die kurze Brennweite des Systems der lichtbrechenden Medien auch die Bilder der vor und hinter der Fernpunktsebene gelegenen Objekte, auf eine kurze Strecke der Sehachse zusammengedrängt. Das deutliche Sehen ist also nicht an eine allzu begrenzte Zone gebunden, in der sich das Objekt befinden muß. Außerdem ist hier zu beachten, daß der Frosch, wie alle niedrig stehenden Tiere niemals auf die Bilder ruhender Objekte reagiert. Er beachtet niemals die Form an sich, sondern lediglich Bewegungen sind es, welche ihn zu irgend einer Handlung veranlassen können, wenn ihr Bild über seine Netzhaut streicht. Damit steht im Einklang, daß der Frosch nur lebende, fliegende oder zappelnde Beutetiere ergreift, aber niemals tote, die man ihm etwa in der Gefangenschaft vorhält, es sei denn, daß man sie vor seinen Augen hin und her bewegt.

Psychologie.

Auch bei uns in Deutschland beginnt man jetzt, sich mehr und mehr für die Psychologie der Tiere zu interessieren, während in Amerika das Studium der Tierseele schon viel allgemeiner verbreitet ist. Es seien hier einige grundlegende Bemerkungen vorausgeschickt.

Die Physiologie und die moderne experimentelle Psychologie der Tiere haben gezeigt, daß sich die Bewegungen und das Verhalten der Tiere als kausal bedingte physiko-chemische Vorgänge erklären lassen. Wenn das bei dem geringen Alter dieser Wissenschaft bis jetzt auch nur hier und da an einzelnen Erscheinungen in der Tierwelt gelungen ist, so genügen doch die gewonnenen Resultate, um im Prinzip alle äußeren Bewegungen und Handlungen der Tiere als mechanische, das heißt auf dem Ablauf materieller Ursachen und Wirkungen beruhende, auffassen zu können (zur Strassen 1907). In jene Kausalreihe greift also niemals und nirgends ein immaterielles, nicht

auf dem Zusammenhang von Ursache und Wirkung beruhendes seelisches Prinzip, ein psychischer Faktor ein, wie man früher so sehr geneigt war anzunehmen. Am schwierigsten gestaltet sich die Zurückführung der meist durch das Großhirn vermittelten Koordination der Bewegungen auf physikochemische Vorgänge, und doch ist in neuester Zeit der Weg dazu erfolgreich angedeutet worden. Solche Bewegungen, welche auf die Erreichung eines bestimmten Zweckes hinzudeuten scheinen, verführten immer am meisten dazu, das Eingreifen eines psychischen Faktors, eines teleologischen Prinzips, anzunehmen. Aber die Zweckmäßigkeit eines Naturvorganges darf niemals als etwas besonders Wunderbares angesehen werden, denn das Zweckmäßige läßt sich stets durch Selektion entstanden denken.

Wenn wir die in dem Benehmen eines Tieres sich äußernden Vorgänge von dieser Seite betrachten, so ist nirgends etwas Psychisches wahrzunehmen. Trotzdem legen wir den Tieren gern eine Seele bei. Unter dieser „Seele" verstehen wir ein von dem Materiellen gänzlich Verschiedenes, ein diesem heterogenes Etwas, das nur insofern mit den materiellen Vorgängen verbunden ist, als es ganze Reihen von solchen Vorgängen in sich zu Einheiten zusammenfaßt und in der Form des **Bewußtseins** gleichsam wiederspiegelt. Da also diese Psyche etwas Immaterielles ist, kann man sie nicht mit den Sinnen wahrnehmen, sondern jeder weiß nur aus seiner ureigensten Erfahrung, daß er ein „Bewußtsein", besitzt, ein Bewußtsein, dessen Negation uns durch den Zustand der „Bewußtlosigkeit" ebenfalls in der Erfahrung gegeben ist. Die Unmöglichkeit, eine fremde Psyche zum Objekt der direkten Erfahrung zu machen, hat dazu geführt, daß manche Psychologen nur ihre eigene Seele als exakt bewiesen annehmen (Solipsismus.) Die größte Mehrzahl derer, die sich mit diesen Fragen beschäftigt haben, gibt aber eine Seele, ein Bewußtsein, auch für die ganze Menschheit zu und befindet sich mit der Annahme, daß somit eine Vielheit von nebeneinander existierenden im Prinzip aus denselben Elementen zusammengesetzten Psychen vorhanden ist, in voller Übereinstimmung mit der auch außerhalb der Wissenschaft herrschenden Ansicht. Wenn nun aber jeder Mensch ein Bewußtsein hat, so ist schon allein im Hinblick auf seine Deszendenz kein Grund vorhanden, für die Seele eine scharfe Grenze zu ziehen. Vielmehr muß angenommen werden und wird ja auch von den meisten angenommen, daß die Psyche des Menschen sich ebenso aus einer Tierseele entwickelt hat, wie der leibliche Mensch aus dem Tier. Dazu kommt dann noch eine weitgehende Analogie, indem wir Bewegungen, die wir beim Menschen als den Ausdruck eines seelischen Vorgangs kennen, in fast der gleichen Weise wenigstens bei den höheren Tieren wiederfinden; und das stimmt nicht nur für starke Äußerungen z. B. von Schmerzgefühl oder Freude u. s. w., sondern besonders auch für jene nur mit den feinsten Instrumenten meßbaren Änderungen der Pulsfrequenz, der Spannung in den Blutgefäßen, des Tempos und der Intensität der Atmung, welche die psychischen Vorgänge des Menschen begleiten. Wie weit in der Tierreihe ein solches Bewußtsein vorhanden sein mag, ob es da überhaupt eine Grenze gibt oder

nicht, soll hier unentschieden bleiben. Der „Common Sense“ nimmt ja sogar für die niedersten Tiere ein Bewußtsein an, denn es gibt wenige, welche bei den auf eine Verletzung eines solchen Tieres folgenden heftigen Bewegungen nicht glauben, daß dasselbe Schmerzempfindungen und starke Unlustgefühle hat.

Wenn das Vorhandensein einer Tierseele auch niemals exakt bewiesen werden kann, (manche Forscher, wie z. B. Beer, Bethe, Uexküll sprechen deshalb der Tierpsychologie jede Daseinsberechtigung ab), so liegt für die Wissenschaft doch kein Grund vor, ein solches zu leugnen, vielmehr spricht die große Wahrscheinlichkeit sehr zugunsten einer tierischen Psyche. Somit wäre eine solche auch dem Frosch, der als Angehöriger des Wirbeltierstammes ja im Verhältnis zu vielen andern Tieren ziemlich hoch entwickelt ist, zuzuschreiben, und zwar muß diese aus den gleichen Elementen wie unser Bewußtsein aufgebaut sein. Aber hüten müssen wir uns, daß wir nicht dem tierischen Seelenleben Vorgänge unterschieben, die wir von uns kennen, die aber bei dem betreffenden Tier wegen der völlig andersartig gebauten Sinnesorgane und Nervenzentren ganz unmöglich sind, ein Anthropomorphisieren, in das leider die populäre Tierpsychologie so leicht verfällt. Man bedenke nur, wie anders dem Frosch nach Maßgabe seiner im früheren geschilderten Sinnesorgane und deren Funktion und bei seinem durch sein eintöniges Leben beschränkten Erfahrungskreis die Welt aussehen muß, als uns.

IV. Die Physiologie der Entwicklung.

Die Physiologie der Entwicklung sucht die einzelnen Vorgänge, welche sich bei der Entstehung eines Organismus abspielen, auf Ursachen zurückzuführen und sie so im Zusammenhang mit den übrigen Vorgängen der materiellen Welt verstehen zu lernen. Es sind dabei jene Faktoren, welche bei der Entwicklung überhaupt anwesend sein müssen, weil sie die Vorbedingungen dafür abgeben, wohl zu unterscheiden von denen, welche als spezifische Ursachen für den Ablauf der Entwicklung in einer bestimmten Form vorhanden sein müssen. In dem Teich, in welchen unser Frosch seine Eier abgelegt hat, entwickeln diese sich unter denselben Vorbedingungen, wie die gleichfalls dort befindlichen Fisch-, Krebs-, Schneckeneier; denn die Temperatur, der Sauerstoffgehalt usw., sind in einem solchen kleinen Wasserbecken fast überall die gleichen. Trotzdem entsteht aus jedem Ei stets nur die Tierart, zu der das Ei gehört, aus dem Wasserfroschei stets nur ein Wasserfrosch, aus dem Grasfroschei stets nur ein Grasfrosch. Für diese spezifische Entwicklung fordert unser Verstand bestimmte Ursachen, die entweder in dem Ei selbst, in seiner mikroskopischen oder atomistischen Struktur gelegen sein, oder von außerhalb an dasselbe herantreten müßten, oder die sowohl von innen als von außen einwirken könnten. Roux gab dem Teil der Physiologie, welcher die Entstehung der Organismen experimentell zu ergründen sucht, den Namen Entwicklungsmechanik

und teilte die denkmöglichen Arten der Entwicklung entsprechend jener dreifachen Wirkungsweise der spezifischen Ursachen ein in Selbstdifferenzierung, passive und abhängige (korrelative) Differenzierung. Die Untersuchungen lehren, daß eine passive Differenzierung, bei der nur rein äußere Bedingungen auf ein Ei wirken sollen, nicht verwirklicht ist in der Natur; es bleiben also nur noch die Selbstdifferenzierung, bei welcher die Entwicklungsursachen alle im Ei liegen, und die abhängige Differenzierung, bei der sie teils im Ei, teils von außen wirken. Teilweise decken sich diese beiden Begriffe mit den seit langer Zeit sich heftig befehdenden Begriffen der Praeformation und der Epigenese. Wenn nämlich die Ursachen der Entwicklung im Ei selbst liegen sollen, so läßt sich leicht damit jene Anschauung vereinigen, welche meint, daß die Anlagen bestimmter Teile des Organismus in Form von geordneten Systemen von Teilchen im Ei enthalten sind. Es würden demnach also alle Organe des erwachsenen Tiers im Ei präformiert, vorgebildet sein und sich während der Umwandlung des Eies zum fertigen Tier allmählich entwickeln im eigentlichen Sinn des Wortes. Man nennt deshalb auch diesen Modus der Entstehung eines Organismus Evolution (Entwicklung). Dem gegenüber steht die Lehre von der Epigenese, nach welcher eine solche Vorbildung einzelner Organe im Ei nicht vorhanden ist, welche vielmehr annimmt, das Ei bilde sich zum fertigen Organismus um durch die ständig wechselnden Bedingungen und Beziehungen seiner Teile untereinander und zu der Umgebung.

An den Eiern der verschiedensten Tiere konnten bis jetzt mikroskopisch keine so feinen Differenzierungen aufgefunden werden, welche sich als jene von der Präformationslehre postulierten vorgebildeten Anlagen der späteren Organe deuten ließen, und es ist heute sicher, daß solche Anlagen nur in chemisch molekularen Strukturverhältnissen gesucht werden dürfen. Um hier eine Entscheidung zu bringen, müssen wir die rein deskriptive Forschungsmethode verlassen und uns dem Experiment zuwenden, welches heute gerade am Froschei soviele Erfolge erzielte.

Man hat durch Modifikation der äußeren Bedingungen, unter denen sich das Froschei entwickelt, einen Einblick in die Erfordernisse der Entwicklung zu gewinnen gesucht. So hat das Froschei stets eine gewisse Menge von Sauerstoff nötig, wenn es sich normal weiterentwickeln soll. Fehlt dem umgebenden Wasser jener wichtige Bestandteil, so hört die Entwicklung nach 24 Stunden auf, und die Eier sterben ab. Man hat Eier vier Tage lang in einer Wasserstoff- oder Stickstoffatmosphäre aufgezogen und sie dann in gewöhnliches Wasser gebracht, worauf aus ihnen abnorme Embryonen entstanden. Auf demselben Wege fand man, daß die Wirkung von Kohlensäure auf die Eier besonders schädlich ist.

Während der Entwicklung nimmt das Ei Wasser in sich auf. Diese Resorption nimmt in der ersten Zeit von Etappe zu Etappe etwas zu, dann fällt sie wieder ein wenig. Sie ist am intensivsten zu der Zeit, in welcher im Ei die bedeutsamsten Veränderungen der ersten Entwicklungsepoche stattfinden.

Zur normalen Entwicklung ist ferner eine gewisse Wärme nötig, die aber nicht ohne schwere Schädigung überschritten werden kann. Für das Ei des Grasfrosches beträgt das noch mögliche Temperaturmaximum 25° C. Solche Eier vertrugen auch eine allerdings nur sehr kurze Zeit einwirkende Temperatur von 40° C. Plötzliches starkes Abkühlen der Eier durch Einwerfen derselben in Wasser von 0° C. schädigt sie schwer; dagegen schadet ihnen ein allmähliges Überführen in diese Temperatur nichts, nur geht die Furchung immer langsamer und langsamer vor sich, und es ist schwer zu sagen, ob bei 0° überhaupt noch Veränderungen am Ei stattfinden. Nach Überführung in gewöhnliche Temperaturen entwickeln sich ältere Stadien noch normal, auch wenn sie 14 Tage auf 0° gehalten wurden.

Nach Driesch soll es für die Furchung und die Anlage der Organe nicht von Bedeutung sein, ob sich die Froscheier im Licht oder im Dunkeln befinden. Jung untersuchte die Einwirkung verschiedenfarbigen Lichts auf die Froschentwicklung und fand, daß nach einem Monat die Larven am größten waren, welche im violetten Licht aufwuchsen. Dann folgten nacheinander die im blauen, weißen und gelben Licht gezogenen. Noch kleiner waren die im Dunkeln gehaltenen, und endlich zeigten die im roten und im grünen Licht befindlichen das geringste Wachstum.

Chemische Stoffe wirken verschieden auf die Froschentwicklung. Bei ihrer reichen Auswahl zeigt sich aber doch, daß sie im allgemeinen die normale Entwicklung mehr oder weniger erheblich stören je nach der Konzentration, mit der sie einwirken. Da sind zunächst die mannigfachen Salze, welche wohl hauptsächlich dadurch auf die Eier einen Einfluß ausüben, daß sie die osmotischen Bedingungen, unter denen jene stehen, stark verändern. Sehr häufig tritt nach ihrem Zusatz zu dem die Eier umgebenden Wasser eine Embryonenbildung auf, die man als Spina bifida (= zweigespaltenes Rückgrat) bezeichnet. Bei dieser bildet je eine seitliche Hälfte der Medullarplatten des Embryo einen halbkreisförmigen Wulst in der Gegend des Ei-Äquators, beide zusammen also einen ganzen Kreis. Auf einem Querschnitt sieht man, daß unter jeder der beiden Hälften des Medullarrohres eine Chorda dorsalis angelegt ist, deren Durchmesser aber nur der Hälfte einer normalen Chorda gleichkommt. Eine solche Spina bifida läßt sich erzeugen durch Einbringen der Eier in eine 6%ige Kochsalzlösung, ferner durch Einwirkung von Baryum-, Kalium- und Calciumsalzen. Eigenartig wirkt Lithiumchlorid auf die Froschentwicklung, wie ja gerade das Lithium auch die Entwicklung anderer Eier in merkwürdiger Weise beeinflußt. Lithiumchlorid verzögert die Entwicklung der Froscheier und erzeugt seltsame Mißbildungen von Embryonen, die nur im vorderen Teil auftreten, und deren Blastoporusspalte ringförmig um den Dotter herumgeht, während eine Seite des Eies von der andern verschieden ist. Man hat durch dieses Salz auch ein Einsinken des Ektoderms und des Embryos ins Innere des Eies hervorgebracht. — Von den nicht zu den Salzen gehörenden chemischen Stoffen verzögern einige die Entwicklung, andere erzeugen einen Dottervorfall.

Über die Wirkungen des elektrischen Stromes weiß man bis jetzt,

daß er die Lage und Anordnung der Furchungsebenen des Froscheies nicht beeinflußt. Dagegen geht aus entsprechenden Experimenten hervor, daß die Froschlarven durch einen Strom von mittlerer Stärke, der gegen ihren Kopf fließt, erregt werden können, so daß sie mit den Köpfen an die Anode zu liegen kommen. Ein schwacher Strom dagegen wirkt nur, wenn er gegen den Schwanz der Larven fließt, so daß sie mit den Köpfen an die Kathode kommen. Ein starker Strom lähmt die Froschlarven.

Die Schwerkraft läßt normaler Weise im Froschei den schwereren Nahrungsdotter nach unten sinken, wie wir ja bei der Besprechung der Entwicklung gesehen haben. Ihre Einwirkung ist aber nicht von Nöten für den normalen Ablauf der Furchung, denn Roux hob sie dadurch auf, daß er die Eier auf einer vertikalen langsam rotierenden Scheibe befestigte und sie so stetig in andere Lagen zur Richtung der Schwerkraft brachte. Trotzdem furchten sich die Eier und lieferten Embryonen. — Junge Larven zeigen das Bestreben, im Wasser in einer der Schwerkraft entgegengesetzten Richtung zu schwimmen, sie steigen nach oben, sind also negativ geotropisch.

Die der Schwerkraft verwandte Centrifugalkraft hat man auch auf Froscheier einwirken lassen und gefunden, daß bei hohen Umdrehungszahlen, also einer starken Kraftwirkung, ungefurchte Eier getötet werden, bereits gefurchte sich aber weiter entwickeln. Es werden dabei die Zellen am unteren Pol, welche ja den Nahrungsdotter enthalten, beschädigt, was zur Bildung eigenartiger Embryonen führt. Es furcht sich meist nur die obere Hemisphäre, während die Zellen der unteren degenerieren. Oft entstehen auch auf diese Weise Embryonen mit Spina bifida.

Um die Ursachen zu ermitteln, welche die Lage der ersten Furchungsebenen bestimmen, sind mannigfaltige Experimente angestellt worden. Zuerst war es Pflüger, welcher sich mit diesen Fragen beschäftigte. Er fixierte Froscheier vor Beginn der Furchung und brachte sie in verschiedene abnorme Lagen, indem er ihre Achsen willkürlich neigte. Er fand daß trotz Allem die ersten beiden Furchungsebenen stets vertikal standen, wenn nur die Schwerkraft wenigstens 1 Stunde auf die Eier eingewirkt hatte. Auch die späteren Furchungsebenen sollen sich noch abhängig von dieser Kraft zeigen. Hatte Pflüger aber die Eier um volle 180^0 gedreht, so trat nur äußerst selten eine Furchung ein, die dann niemals normal verlief, sondern es entstanden mißgebildete Embryonen, die bald abstarben. Pflüger schloß aus diesen Ergebnissen, daß die Schwerkraft der richtende Faktor für die Lage der Furchungsebenen ist. Demgegenüber zeigte Born, daß ein solcher Schluß nicht gerechtfertigt sei, denn er konnte nachweisen, daß sich der Inhalt des Eies innerhalb einer dünnen pigmentierten Haut, welche am oberen Pole am dicksten ist, dreht. Es sinkt immer der schwerere Nahrungsdotter nach unten, und auch der übrige Einhalt ordnet sich wieder in der normalen Weise an. Daß sich die völlig (um 180^0) umgedrehten Eier nicht furchten, erklärte Born damit, daß die Spermatozoen nicht die jetzt nach oben gekehrte weiße Zone der Pigmenthaut der Eier durchbohren könnten.

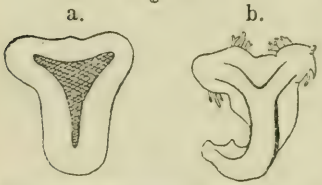
Pflüger befruchtete nämlich die Eier immer erst nach dem Umdrehen. Da nun auch noch jene erwähnten Experimente in Betracht gezogen werden müssen, bei denen man die Eier durch ständige Rotation in immerzu wechselnde Lagen zur Richtung der Schwerkraft gebracht hatte, sodaß diese nicht einwirken konnte, und weil sich auch hierbei die Eier normal furchten, so kann man zunächst nur schließen, daß die Schwerkraft keine specifische Ursache für die Lage und Anordnung der Furchungsebenen sei, sondern daß die ersten zwei Furchungsebenen das Ei immer so durchschneiden, daß gerade der Nahrungsdotter und dem entsprechend auch die hauptsächlich Bildungsdotter enthaltende Region des Eies genau halbiert werden. Nun ist durch die Eiachse allein die erste Furchungsebene noch nicht bestimmt, denn man kann sich das Ei bei senkrechter Furchungsebene um seine Achse rotierend denken. Roux gibt an, daß ein anderer Faktor für die Lage der ersten Furchungsspindel und damit auch der ersten Furchungsebene die Eintrittsstelle des Spermatozoons ins Ei sei.

Pflüger, dann Born und auch Hertwig komprimierten das sich furchende Ei zwischen parallelen Glasplatten. Später wurden diese Versuche in modifizierter Form wiederholt, indem man die Eier zwischen nicht parallele, sondern schräg gegen einander geneigte Platten brachte, oder indem man sie in Glasröhren aufsaugte. Aus allen diesen Experimenten ergab sich, daß eine Veränderung der Form der Eier die Furchung in irgend einer Weise beeinflußt und abweichend gestaltet. Es resultierten aber doch stets normale Embryonen. Da sich die ersten Furchen hierbei immer in die Richtung des Druckes einstellen, so meinte Pflüger, die Teilungsspindel könne sich nicht gegen den Druck ausdehnen. Born aber machte dagegen geltend, daß dies nicht der wahre Grund für die tatsächliche Stellung der Spindel sein könnte, denn innerhalb des ja flüssigen Eies ist der hydrostatische Druck nach allen Seiten der gleiche. Hertwig meinte, die Teilungsspindel verlängere sich immer nur in der Richtung der größten Protoplasmamasse, woraus sich ja tatsächlich jene senkrechte Stellung der ersten Furchungsebenen zu den komprimierenden Platten ergeben würde, was auch Morgan für wahrscheinlich hält. Besonders interessant war aber bei diesen Versuchen die Tatsache, daß die Reihenfolge der Furchungen eine andere als die normale ist und daß trotzdem normale Embryonen entstanden. Mit Morgan müssen wir hieraus folgern, daß „die Aufeinanderfolge der Kernteilungen während der frühesten Furchungsperiode keine Beziehung zur späteren Bildung der Embryonen hat, und daß zu dieser Zeit die Kerne alle gleichwertig sind."

An ähnliche Überlegungen schließen sich die Versuche an, welche von einer Reihe von Autoren gemacht wurden, um zu sehen, was geschieht, wenn Teile des Eies operativ entfernt werden. Roux tötete durch einen Stich mit einer heißen Nadel eine der beiden ersten Blastomeren und erhielt aus dem sich ruhig weiterfurchenden Eirest Embryonen, welche genau die entsprechende Hälfte eines ganzen Embryos ausmachten. Andererseits entstanden aber auch vollständige Embryonen aus derartig beschädigten Eiern. Für letztere nahm Roux an, daß die der verletzten Blastomere entsprechende

Hälfte des Tieres durch eine Art Regeneration von den Zellen der unverletzten Eihälfte unter Beihilfe des in ihr erhalten gebliebenen Plasmarestes gebildet worden sei. Hertwig beobachtete an in gleicher Weise verletzten Froscheiern, daß sich die beschädigte Blastomere nach unten dreht und von da aus einen gewissen Einfluß auf die sich weiterfurchende Eihälfte ausübt. Er meinte, man würde vollständige Embryonen erhalten, wenn es gelänge, die eine Blastomere völlig von der andern zu trennen. Endres und Walter, welche Roux's Experimente ebenfalls wiederholten, erzeugten regelmäßig Halbembryonen und konnten zeigen, daß die Zellen, welche sich in der verletzten Eihälfte fanden, aus der unverletzten in diese eingewandert seien. Ziegler wies nach, daß dann, wenn der Kern der einen Blastomere völlig getötet wurde, die andere Blastomere niemals mehr als einen Halbembryo bildet. Bei seiner geringen Größe wird aber der Kern der beschädigten Eihälfte selten völlig vernichtet, und daher kommt es, daß sich diese Eihälfte weiterentwickeln kann, allerdings immer viel langsamer als die unverletzte. Die von Roux angenommene Regeneration der beschädigten Eihälfte von Seiten der unbeschädigten sei daher zu verwerfen. Morgan tötete die eine Blastomere mit einer heißen Nadel, fixierte die Eier und ließ sie sich entwickeln, die einen in der normalen Lage mit dem schwarzen Pol nach oben, die andern umgedreht mit dem weißen Pol nach oben. Durch eine sorgfältige Kontrolle der Eier schied er diejenigen aus, in welchen sich die verletzte Blastomere nicht als völlig getötet erwies. Die Eier, deren schwarzer Pol oben war, lieferten alle Halbembryonen, die, deren weißer Pol oben lag, ergaben Ganzembryonen von halber Größe. O. Schultze endlich fixierte unbefruchtete Eier vom Grasfrosch zwischen Deckglas und Objektträger, mit dem weißen Pol nach oben, befruchtete sie und drehte dann den Objektträger um 180°, so daß die Eier also normal den schwarzen Pol nach oben richteten. Sobald die erste Furche aufgetreten war, drehte er die Eier wieder um und ließ sie bis zum Beginn der Gastrulation in dieser Lage, worauf er sie befreite. Es ergaben sich lauter Doppelgastrulae, d. h. je zwei miteinander verwachsene Gastrulae. (Vgl. Fig. 82.)

Fig. 82.



Doppelmißbildungen vom Grasfrosch; durch Pressung der sich furchenden Eier zwischen Deckglas und Objektträger unter abnormer Einwirkung der Schwerkraft entstanden (n. O. Schultze.)

Roux hatte auf seine Experimente hin die Theorie aufgestellt, daß durch die erste Furchungsebene die beiden Körperhälften des Tieres getrennt würden, und daß jede Blastomere lediglich einen bestimmten Teil des fertigen Organismus zu bilden hätte. Er nahm an, daß in dem Ei die Teile des erwachsenen Tieres bereits präformiert enthalten seien und dort durch die Furchungen mosaikartig getrennt und an die Stelle ihres späteren Entwicklungsbereichs gebracht würden. Die oben aufgeführten Ergebnisse der Versuche von O. Schultze und Morgan ergeben aber unzweideutig, daß jede

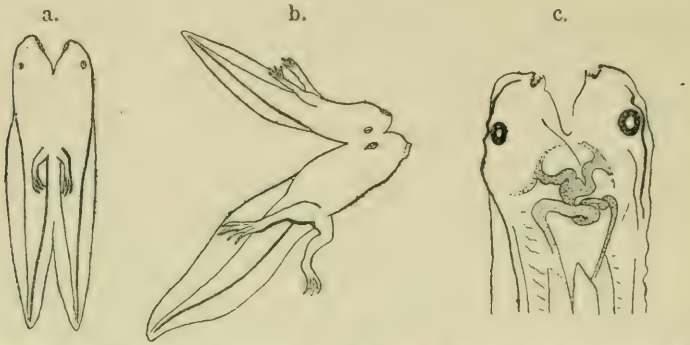
der beiden ersten Blastomeren einen ganzen Embryo liefern kann, daß also nicht nur die entsprechende Hälfte des fertigen Frosches in ihr vorgebildet ist. Noch viel deutlicher ist dieses bei den Eiern anderer Tiere der Fall, so bei den Hydromedusen, Echinodermen, Teleosteern, Ascidien, dem Lanzettfischchen und beim Salamander. Bei einer Anzahl dieser Formen hat man nämlich die beiden ersten Blastomeren völlig von einander trennen können und hat dann stets Ganzembryonen von geringerer Größe enthalten. Bei anderen Tiergruppen dagegen, z. B. bei den Rippenquallen, zeigte es sich, daß tatsächlich jede der ersten beiden Blastomeren nur die Hälfte des Tieres liefert, jede der ersten vier Furchungszellen nur einen Viertelembryo. Bei diesen haben wir es also wirklich mit einer Mosaikbildung zu tun. Driesch nannte solche Eier, bei denen jede Blastomere sich zu einem ganzen Tier entwickeln kann, totipotent (= zum Ganzen fähig). Es ist anzunehmen, daß in der Tierreihe alle Übergänge von solchen totipotenten Eiern zu denen, welche gewissermassen anisotrop, wie das Ctenophorenei sind, vorhanden sein mögen. Das Froschei müssen wir nach dem Vorhergehenden zu den totipotenten Eiern rechnen.

Geleitet von der Ansicht, daß der Kern es sei, welcher der Zelle ihr typisches Gepräge gebe und sie zu ihren Leistungen veranlasse, meinte Roux, der Kern des Froscheies teile sich bei der Furchung qualitativ, das heißt so, daß die beiden aus ihm hervorgehenden Tochterkerne qualitativ verschieden seien. Morgan bekämpft diese Ansicht, da keinerlei histologische Tatsachen für eine solche Ungleichheit sprechen. Im Gegenteil wird ja durch den komplizierten Teilungsmechanismus gerade dafür gesorgt, daß die beiden Tochterkerne ganz gleiche Teile des Mutterkerns erhalten. Es muß im Gegenteil das Plasma der Eier different sein, wie das ja bei den Mosaikeiern so deutlich zu sein scheint. Driesch konnte zeigen, daß beim Ei des Seeigels tatsächlich sich das Plasma der animalen Hälfte anders verhält als das der vegetativen.

Noch in anderer Weise hat man die Anlagen gewisser Teile in frühen Stadien der Entwicklung nachzuweisen gesucht. Durch operative Eingriffe trennte man bestimmte Teile des entstehenden Tierkörpers von diesem ab und überpflanzte, transplantierte sie an andere Stellen oder sogar auf andere Tiere. In neuester Zeit hat diese embryonale Transplantation eine Anzahl von wirklich lohnenden Erfolgen zu verzeichnen. Man hat die vorderen Enden von Froschembryonen mit den hinteren Enden anderer Individuen verschmolzen und erhielt daraus lebende Larven, sogar wenn diese infolge der Maße der Teilstücke zu kurz oder zu lang wurden. Nur starben diese vom Normalmaße abweichenden Larven dann sehr bald, da ihnen entweder gewisse Organe fehlten, oder sich gewisse Teile nur mangelhaft hatten vereinigen können. Ergänzten sich dagegen die beiden Stücke in richtiger Weise, so vereinigten sich stets die zusammengehörenden Organteile, auch wenn sie sich nicht direkt berührten, und die Larven waren völlig lebensfähig. Doppellarven entstanden dadurch, daß man die Ventralseiten zweier

Eier nach Entfernung der untersten Dotterpartien aneinanderwachsen ließ oder dadurch, daß man die dorsalen Flächen der Köpfe zweier Embryonen zusammenschweißte (s. Fig. 83). Man hat auf diese Weise Teilstücke verschiedener Arten und sogar verschiedener Gattungen miteinander zu lebensfähigen Organismen vereinigen können. Ein vorderes Ende von einem Wasserfroschembryo, an das man das hintere eines Moorfroschembryos gesetzt hatte, lebte und entwickelte sich 17 Tage lang. Obwohl bei solchen Doppelbildungen das Blut gemeinsam zirkuliert und auch oft Nährmaterial aus dem einen Teil in den andern übergeht, so behält doch jeder seinen spezifischen

Fig. 83.



Künstlich zum Verwachsen gebrachte Larven vom Wasserfrosch (nach Born).

a. Gleichsinnige Bauchvereinigung.

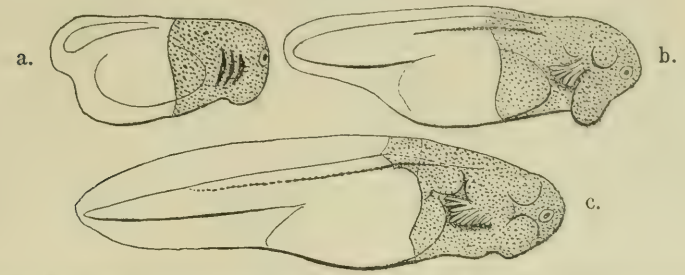
b. Janusartige Gehirnvereinigung. „15 Wochen nach der Vereinigung metamorphosierte das Exemplar vollkommen. Das große Fröschchen trug das kleine dauernd auf dem Rücken, so daß dessen Bauch nach oben gewendet war, und hüpfte mit demselben ganz munter umher."

c. „Gleichsinnige Bauchvereinigung, nach 22 Tagen konserviert. Man sieht das durchscheinende, wenig gebogene gemeinsame Darmrohr, das in der Verwachsungsebene gelegen ist, mit den von beiden Partnern herkommenden Zu- und Ableitungsrohren."

Charakter bei, auch wenn beide Komponenten sich in Färbung usw., äußerlich stark unterscheiden. Interessant sind die Versuche Harrisons, welche beweisen, daß der Zellstrang, aus dem die Seitenlinie der Froschlarve hervorgeht, nicht durch Umbildung der entsprechenden Zellen seines Gebietes entsteht, sondern daß er von dem Kopf der Larve aus nach hinten weiterwächst. Harrison vereinigte den dunklen Vorderkörper der Larve einer amerikanischen, unseren Fröschen nahe verwandten Art (Rana silvatica) mit dem entsprechenden hellen Hinterkörper der Larve einer anderen, ebenfalls in Amerika beheimateten Froschart (Rana palustris). Wie Fig. 84 zeigt, wuchs die dunkle Seitenlinie des Vorderstücks stets in den hellen hinteren Körperabschnitt der nunmehr einheitlich verschmolzenen Larven ein und drang bis in den Schwanz derselben vor. Da normalerweise die dunkle

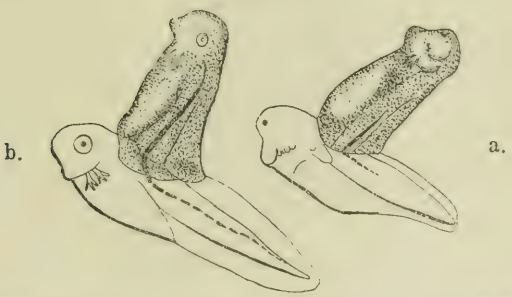
dieser beiden Larvenformen eine dunkle, die helle aber eine helle Seitenlinie hat, so geht aus diesem Verhalten unzweifelhaft hervor, daß tatsächlich die Seitenlinie im Zusammenhang mit dem sie versorgenden Ast des Nervus vagus nicht an Ort und Stelle entsteht, sondern vom Kopf aus in den Rumpf einwächst. — Fig. 85 zeigt das gleiche Resultat unter etwas veränderten Bedingungen.

Fig. 84.



Larven aus dem Vorderende von Rana sylvatica und dem Hinterende von Rana palustris zusammengesetzt.
a. 2 Stunden, b. 26 Stunden, c. 51 Stunden nach der Operation. Die in a. noch fehlende dunkle Seitenlinie des Vorderstücks ist in b. bereits ein großes Stück auf den hinteren Komponenten, in c. noch viel weiter auf das Gebiet des Schwanzes vom Hinterstück vorgewachsen (nach R. G. Harrison aus Korschelt).

Fig. 85.



Ein des Schwanzes beraubter Embryo von Rana sylvatica in eine Rückenwunde von Rana palustris eingepflanzt.
a. 1 Tag, b. 3 Tage nach der Vereinigung. Die dunkle Seitenlinie von Rana sylvatica wächst in das entsprechende Gebiet von Rana palustris ein (nach Harrison u. Korschelt).

In der Natur hat man öfters Doppelbildungen an Fröschen gefunden. So werden gar nicht selten Fälle erwähnt, wo Frösche mehrere Extremitäten auf einer Seite, vorn oder hinten besaßen. Ein Grasfroschembryo von 7—10 Tagen hatte zwei verkümmerte Köpfe, konnte aber nicht aus den Eihüllen ausschlüpfen. Das wird wohl auch der Grund sein, warum

wir nicht häufiger ausgebildete Doppeltiere in der Natur vorfinden. Die Ursache zu solchen natürlichen Doppelbildungen sind teils Verletzungen und Verstümmelungen, welche eine derartige Regeneration hervorrufen, oder von der Regel abweichende Anlagen im Ei und abnorme Entwicklung infolge irgendwelcher, vielleicht von außen wirkender Störungen.

Braus zeigte, daß die Nerven der Extremitäten des Frosches bereits in deren erster Anlage vorhanden sind, und sich unabhängig vom Zentralnervensystem entwickeln. Er transplantierte nämlich diese Anlagen an andere Stellen des Körpers, wo sie sich normal weiterentwickelten und neben Muskeln und Knochen auch Nerven enthielten, die doch nicht vom Rumpf aus in sie hineingewachsen sein konnten. Daß aber doch normaler Weise der Zusammenhang mit dem Zentralnervensystem wichtig für die Entstehung von Nerven ist, konnte dadurch bewiesen werden, daß man ein normal aussehendes Hinterbein mit Knochen, Knorpeln und Muskeln, aber ohne Nerven, also völlig bewegungslos, erzeugte, indem man einen horizontalen Schnitt anbrachte, zwischen Rückenmark und Beinanlage, der am Verheilen gehindert wurde.

Von großer Wichtigkeit für die Auffassung der Entstehung von Organen aus dem Keim sind die Experimente gewesen, die man angestellt hat, um die Ursachen zu finden, welche die Bildung der Linse des Auges gerade an der Stelle des Ektoderms bewirken, an der das primäre Augenbläschen gegen die Körperwand stößt. Lewis zeigte an einem amerikanischen nahen Verwandten unserer Frösche, daß eben jener Berührungsreiz die betreffende Hautstelle zur Linsenbildung veranlaßte, und daß nicht nur die normaler Weise die Linsen liefernden Hautpartien, sondern auch jeder andere Teil der Haut eine solche erzeugen könnte, wenn nur die Augenblase ihn berührte. Lewis ersetzte entweder das Hautstück am Kopf, aus welchem sonst die Linsen hervorgingen, durch ein Stück der Bauchhaut, oder er transplantierte die Augenblasen unter irgend eine Hautstelle des Tieres. Immer kam es auf den Berührungsreiz hin zur Bildung einer Linse, und andererseits unterblieb diese auch an den typischen Stellen, wenn die Augenblase vorher entfernt wurde. Für unsern Grasfrosch wurde dieses Verhalten von Spemann bestätigt. Dagegen ergaben die neuesten Experimente dieses genialen Forschers, daß sich beim Wasserfrosch die Linsen auch ohne den Anstoß des Augenbechers entwickeln. Es ist dies eine der Tatsachen, welche wegen der Harmonie in der Entwicklung zweier sonst völlig unabhängig scheinender Organe zu den bis jetzt am schwierigsten auf mechanistische Weise zu erklärenden gehört.

Eine ähnliche Harmonie fand Braus zwischen dem Operculum, jenem Loch in dem Kiemendeckel der schwanzlosen Amphibien, durch welches die Vorderextremitäten ins Freie durchbrechen, und eben jener Extremität selbst. Das Operculum ist zunächst geschlossen; unter dem Druck der darunter entstehenden Gliedmaße verdünnt sich die Haut allmählich und reißt endlich völlig durch. Bisher schien hier der unmittelbare kausale Zusammenhang ganz deutlich zu Tage zu liegen. Da zeigte Braus bei den Larven der

Unke, eines nahen Verwandten unserer Frösche, daß sich das Loch auch bildete, nachdem er vorher die Anlage des Arms operativ entfernt hatte, sodaß keine Gliedmaße entstehen konnte.

Wir müssen also sowohl hier bei der Opercularbildung als auch bei der Linsenbildung annehmen, daß wir es mit Selbstdifferenzierung zu tun haben. Es müssen die betreffenden Zellen des Ektodermes in diesem, wie in jenem Falle von vornherein dazu prädestiniert sein, die betreffenden Organe zu liefern, resp. zu degenerieren und das Loch zu bilden. Bei dem Opercularloch ließe sich an eine Vererbung erworbener Eigenschaften denken, indem sich die betreffenden Zellen des Kiemendeckels im Laufe der vielen Generationen, während welcher der Ellenbogen immer gegen sie drückte und sie schließlich durchriß, daran gewöhnt hätten, zu der bestimmten Zeit das Loch zu bilden. Aber die Vererbung erworbener Eigenschaften ist heute eine völlig fragliche Annahme, gegen die sich die meisten wehren.

Glänzend sind die embryonalen Transplantationen, welche Spemann an Embryonen des Wasserfrosches vornahm. Er schnitt aus der Medullarplatte derselben bei noch weit offenen Wülsten, also in sehr früher Jugend, ein viereckiges Stück heraus und heilte es umgekehrt wieder ein, sodaß das früher nach vorn gerichtete Ende desselben nunmehr nach hinten sah. Der vordere Schnitt ging etwa durch die Anlage der Augen hindurch. Der ingeniösen Methode wegen sei hier erwähnt, daß Spemann sich bei der Ausführung dieser subtilsten Arbeiten selbstgefertigter feinster Glaswerkzeuge bediente oder die mannigfaltigen Messerchen, Sägen, Feilen, Häkchen u.s.w., welche die Insektenwelt uns darbietet, nach geeigneter Montierung benutzte. „Es entstanden Embryonen mit 4 Augen, zwei an ihrer normalen Stelle, zwei mehr oder weniger weit hinten, vor oder hinter den Hörblasen". (Spemann). — Auf ähnliche Weise heilte Spemann die Anlagen der Labyrinthorgane in abnormen Stellungen ein. Die aus diesen Embryonen hervorgehenden Larven zeigten alle Merkmale der Desorientierung, sie überschlugen sich, machten Manegebewegungen, blieben auf dem Rücken liegen, usw.

Auch die Lage der Eingeweide konnte Spemann durch derartige Transplantationen verändern. Er schnitt zugleich mit einem weiter hinten gelegenen Stück der Medullarplatte einen Teil der Urdarmwand heraus und heilte ihn umgekehrt ein. Nicht in allen Fällen, aber doch hin und wieder erhielt er bei der sich entwickelnden Larve einen Situs inversus viscerum, das ist eine verkehrte Lage der Eingeweide, indem der spiralig gerollte Darm des Tieres in einer zur normalen spiegelbildlichen Lage auftrat. Gleichzeitig zeigte sich dann auch das ja völlig unberührt gebliebene Herz in Mitleidenschaft gezogen, da es ebenfalls spiegelbildlich verkehrt war.

Es ist hier schon einige Male von Regeneration die Rede gewesen. Man versteht darunter die mehr oder weniger ausgebildete Fähigkeit des Organismus, Teile, welche ihm durch eine Verletzung abhanden gekommen sind, in annähernd gleicher Weise zu ersetzen. Bei höheren Tieren ist diese Fähigkeit in weniger ausgedehntem Maße vorhanden als bei niederen. Während

der erwachsene Frosch wenig mehr als seine Haut zu regenerieren vermag, so kann seine Larve manche Körperteile, deren sie verlustig gegangen ist, wieder neu ausbilden. Schneidet man einer Froschlarve den Schwanz hinter dem After ab, so wächst wieder ein neuer mit allen seinen Teilen. Auch die abgeschnittenen Stücke selbst regenerieren das Rückenmark und die Chorda, sterben aber bald ab,. da ihnen ja die Ernährung fehlt. Morgan schnitt, um die Ernährung durch das Blut nicht zu unterbrechen nur ein Vförmiges Stück aus dem Schwanz und zwar unter Zerschneidung von Rückenmark und Chorda, doch ohne die Aorta zu verletzen. Von der hinteren Schnittfläche wuchs nach vorn zu ein neuer Schwanz.

Bei älteren Larven ist zum Zustandekommen einer solchen Neubildung unbedingt das Vorhandensein der Chorda an der Schnittfläche nötig. Wird sie an dem freigelegten Ende nicht entfernt, so entsteht ein neuer vollständiger Schwanz mit allen Teilen. Wenn das Rückenmark dort entfernt ist, so enthält auch das neue Gebilde kein solches.

Wird der Schwanz einer Froschlarve schräg abgeschnitten und durch einen entsprechenden Teil des Schwanzes einer anderen Art ersetzt, nach der Verheilung nochmals abgeschnitten, und zwar so, daß die Schnittfläche sich über Teile beider Arten erstreckt, so regeneriert jeder Teil für sich das hinter ihm liegende Stück des Schwanzes, sodaß man schon äußerlich an der Färbung die beiden Teile erkennen kann.

Wie bei vielen andern Tierarten hat man auch versucht, beim Frosch die Eier ohne Beihilfe des Samens zur Entwicklung zu bringen. Solche „künstliche Entwicklungserregung“ ist bisher bei Seesternen, Seeigeln, Mollusken, Würmern und Insekten gelungen. Beim Frosch ist es sehr schwierig, den Eiern auf irgend eine die Furchung anregende Weise beizukommen. Trotzdem erzeugte Dewitz an den aus dem Uterus entnommenen Eiern dreier Froscharten durch Eintauchen in eine Sublimatlösung einige Furchen. Noch besser gelang dieses Bataillon, der Wasserfroscheier der Reihe nach in eine 10%ige Rohrzuckerlösung, in eine 1%ige Kochsalzlösung und in frisch bereitetes Blutserum vom Rinde brachte. Die einen Eier blieben in jeder Lösung 1 Stunde, die anderen $2^1/_2$ Stunde; es traten in den Eiern Furchen auf, und zwar bei 50% aller Eier die ersten beiden Furchen senkrecht zu einander, bei den übrigen waren sie unregelmäßig angeordnet. Die untere Hemisphäre zeigte sich nicht gefurcht. Vielleicht waren die Veränderungen des osmotischen Druckes die erregenden Ursachen für den Beginn einer Entwicklung.

Geschlechtsbestimmung. Noch nicht abgeschlossen sind die Experimente, welche R. Hertwig seit einigen Jahren mit den Eiern von Fröschen anstellt, um die Faktoren zu ermitteln, welche das Geschlecht des Embryos bestimmen. Indem er durch Anlage elastischer Ligaturen um die Weibchen

des Wasserfrosches, welche den Druck des umklammernden Männchens ersetzen sollten, jene zur Ablage der Eier drei Wochen vor der normalen Paarungszeit brachte, und indem er die Männchen des viel früher als bei uns laichenden italienischen Wasserfrosches mit Weibchen unseres deutschen Wasserfrosches paarte, erhielt er beide Male normal abgelegte, aber frühreife Eier. Die meisten von diesen gingen zugrunde, aber alle, welche sich weiter entwickelten, waren Männchen. Ähnlich erging es ihm mit überreifen Eiern. Auch hier wurden die bei weitem meisten Larven zu Männchen.

Andererseits fand Hertwig, daß die Temperatur von Einfluß auf die Geschlechtsbildung ist. Mit Wasserfroscheiern erzielte er in einer Temperatur von 22—30° C. 127 ♀ und 245 ♂, also beinahe im Verhältnis 1:2; in einer Temperatur von 18—21° C. dagegen 54 ♀ und 282 ♂, also im Verhältnis 1:5. Die Kulturen, welche er bei 13—15° C. hielt, starben fast ganz aus. Man muß demnach annehmen, daß die Wärme der Entstehung von Weibchen günstig ist.

Später wurde Hertwig darauf aufmerksam, daß es sehr schwer ist, an den Jugendstadien unserer Frösche das Geschlecht zu erkennen. Beim Wasserfrosch ist das erst möglich, sobald die hinteren Extremitäten ausgebildet sind. Noch ungünstiger liegen die Verhältnisse beim Grasfrosch, denn dort fand Hertwig „rudimentäre Protogynäcie", das heißt die Geschlechtsdrüsen der Männchen nehmen erst den Typus eines Ovars an, ohne jedoch als solches funktionsfähig zu sein. Hertwig meint, daß die Umbildung dieser Gonade in den definitiven Hoden wahrscheinlich in der Zeit zwischen der Metamorphose und dem folgenden Sommer erfolgt. Durch diese Umstände werden also solche Untersuchungen, wie sie Hertwig anstellt, sehr mühsam und langwierig. Es sind auch die Eier einunddesselben Geleges verschieden unter sich, wie man aus dem Größenunterschied und der Wachstumszeit der Larven ersehen kann. Hertwig meint, die verbreitete Ansicht, daß allein durch das Ei das Geschlecht des entstehenden Tieres bestimmt werde, so daß es schon im Eierstock der Mutter entschieden sei, entspräche nicht den Tatsachen; auch dem Spermatozoon komme eine wichtige Rolle bei der Geschlechtsbestimmung zu. Der genannte Forscher hat außerdem das Gesetz der Kernplasmarelation aufgestellt, nach welchem für jede Zelle das Verhältnis der Kernmasse zur Plasmamasse ein konstantes ist. Wird das Verhältnis zu Gunsten des Plasmas überschritten, so wird es durch eine oder mehrere Teilungen der Zelle wiederhergestellt. Dieses Gesetz bringt nun Hertwig auch in Zusammenhang mit der Sexualitätsfrage bei der befruchteten Eizelle, in der ja zu dem eignen Kern noch der ganze Spermakern mit einer nur minimalen Menge von Plasma kommt. Er meint nämlich, daß die geschlechtsbestimmenden Faktoren die gleichen seien, welche die Kernplasmarelation verändern. Es würde zuweit führen, hier näher auf diese Fragen einzugehen, zumal die Untersuchungen darüber noch im Gange sind.

Bastardierung. Man hat versucht, die verschiedenen Arten unserer Frösche miteinander zu kreuzen, und ist dabei zu interessanten Ergebnissen gekommen. Grasfroscheier befruchtet mit Wasserfroschsamen ent-

wickelten sich nicht; dagegen erzielte man bei Kreuzung im umgekehrten Sinne Blastulastadien. Grasfroscheier befruchtet mit Moorfroschsamen gingen zugrunde, dagegen entwickelten sich mit Grasfroschsamen befruchtete Moorfroscheier bis zu Fröschen. Moorfroscheier mit Wasserfroschsamen befruchtet entwickelten sich ebenso wie Wasserfroscheier nach Befruchtung durch Moorfroschsperma. Pflüger kreuzte die verschiedenen Varietäten des Grasfrosches erfolgreich unter einander, und fand dabei, daß im allgemeinen diejenigen Spermatozoen am besten in Eier eindringen, welche die spitzesten Köpfe haben, und daß andererseits diejenigen Eier sich am leichtesten besamen lassen, welche normaler Weise von Spermatozoen mit dicken Köpfen befruchtet werden. Die dünnen spitzen Grasfroschspermatozoen dringen, wie sich aus dem Vorstehenden ergibt, sehr leicht in die Eier der übrigen Froscharten ein.

Auf den vorhergehenden Seiten haben wir gesehen, daß man die Entwicklungsstadien des Frosches in der mannigfaltigsten Weise benützt hat, um an ihnen in den ursächlichen Zusammenhang der sich abspielenden Vorgänge einzudringen. Wenn diese Bemühungen auch hier und da erfolglos gewesen zu sein scheinen, so darf man doch nicht vergessen, daß eine einzelne Tierform allein niemals völligen Aufschluß über alle Erscheinungen gibt und geben kann, und daß die Entwicklungsmechanik erst dadurch ihren Wert erhält, daß sie die Ergebnisse, zu denen sie durch die Versuche an vielerei verschiedenen Tierarten gelangt, mit einander kombiniert und zu einem einheitlichen Ganzen verarbeitet.

Die verschiedensten Probleme tauchen bei dem Forschen nach einem Kausalzusammenhang in der Entwicklung auf, und wenn bei ihrer Fülle auch jeder Weg recht ist, den man zu ihrer Lösung einschlagen will, so möchte es doch zweckmäßig erscheinen, jene Mechanismen, welche die Bildung der einfachsten Gewebeformen, wie z. B. das Epithel der Blastula, die Faltung der Gastrula usw. bewirken, etwas mehr zu berücksichtigen, denn sie sind es doch, welche auch bei der weiteren Organbildung in Frage kommen, aber leider bis jetzt wenig beobachtet, beinahe als selbstverständlich angesehen worden sind. Einen Weg, in welcher Weise eine Zurückführung gerade dieser kompliziertesten Erscheinungen auf kausale Faktoren möglich ist, hat neuerdings zur Strassen (1907) an der Entwicklung der Eier des Spulwurms gezeigt.

C. Biologie.

Als „Amphibium“ lebt der Frosch bekanntlich teils im Wasser, teils auf dem Lande, und zwar verteilen sich die verschiedenen Aufenthaltsorte auf die einzelnen Lebensepochen unseres Lurches in der Weise, daß er seine erste Jugend ausschließlich in dem feuchten Element verbringt, nachher aber meist auf dem Lande, manchmal in großer Entfernung von jedem Wasser lebt, und nur zum Überwintern und zur Vornahme des Laichgeschäfts im Frühjahr jenes wieder aufsucht. Eine Ausnahme hiervon macht der Wasserfrosch, der immer im Wasser oder doch in dessen unmittelbarer Nähe zu finden ist. Die Frösche haben mit allen andern Amphibien das gemein, daß sie wechselwarm (poikilotherm) sind; das heißt, die Temperatur ihres Körpers ist nicht konstant und erhöht sich nur um ein geringes über die des umgebenden Mediums. Daher faßt sich der frisch aus dem Wasser genommene Frosch kalt an, wogegen ein solches Tier, das lange in der Sonne gesessen hat, ziemlich warm sein kann. Im allgemeinen halten sich die Frösche des Tags über, wo die Sonne brennend heiß ist, im kühlen Schatten, an feuchten Orten in Schlupfwinkeln verborgen und kommen erst mit beginnender Dämmerung hervor. Der Grund hierfür ist wohl darin zu sehen, daß sie ja zu einem großen Teile den zur Atmung nötigen Sauerstoff durch die Haut aufnehmen und diese deshalb vor Austrocknung schützen müssen. Allerdings trifft man besonders die Wasserfrösche oft an, wie sie sich am Rande ihres Tümpels, Grabens oder Teiches den wärmenden Strahlen der Sonne aussetzen, um beim Nahen des Menschen mit weitem Sprunge sich in dem schützenden Naß zu verbergen. Auch auf schwimmenden Gegenständen, großen Blättern von Wasserpflanzen usw. sitzen sie, oder sie hängen einfach an der Oberfläche des Wassers. Die braunen Frösche leben mehr auf Wiesen, am Busch- oder Waldrand und am Rande von Sümpfen, aber auch auf Äckern und in Gärten; der Laubfrosch endlich klettert in das Blattwerk von Gebüschen und Bäumen. Immer aber finden wir unsere Frösche in der Färbung ihrer Umgebung so gut angepaßt, daß es oft schwer ist, die still sitzenden Tiere von dem Untergrund zu unterscheiden. Da ihnen diese Tatsache sicher nützlich ist, indem sie nicht so leicht von ihren Feinden erkannt werden, so spricht man direkt von einer Schutzanpassung, Schutzfärbung. Es ist oft erstaunlich, wie wenig sich namentlich unsere braunen Frösche von dem Gelände abheben. Da gleichen sie auf einem Acker völlig den umherliegenden Erdschollen; in einer steinigen Gegend sind sie schwer zwischen dem Geröll zu erkennen; der grüne Laubfrosch verschwindet in dem grünen Laubwerk. Diese Schutzanpassung ist den Fröschen sehr von nöten, denn sie besitzen viele Feinde und haben nur ein geringes Verteidigungsmittel gegen dieselben. Wenn sie nämlich geängstigt oder ergriffen werden, so scheidet ihre Haut mittels der in ihr enthaltenen Drüsen ein schleimiges Sekret ab, welches auf kleinere Tiere giftig wirkt und diese wohl abhalten kann, den Frosch zu verspeisen.

Doch gerade seinen schlimmsten Feinden scheint das Gift nichts zu schaden, so daß er ihnen gegenüber einzig und allein durch seine Färbung geschützt ist. Das Sekret ist immerhin so scharf, daß es die Haut unserer Handfläche unter Auftreten eines brennenden Gefühls rötet, wenn man es längere Zeit hat einwirken lassen, z. B. dadurch, daß man sich mit einem lebenden Laubfrosch zu schaffen macht, wie schon Leydig angiebt. Gleichzeitig erleichtert das Hautsekret auch die Atmung, da es die Haut vor dem Austrocknen schützt.

Zur Atmung müssen die Frösche außer im Zustand des Winterschlafs unbedingt Luft in die Lungen aufnehmen. Auch der Wasserfrosch muß von Zeit zu Zeit an die Oberfläche kommen und seine Nasenlöcher aus dem Wasser herausstrecken, um frische Luft einziehen zu können; in der Natur bleibt er höchstens 10 Minuten unter Wasser. Wie wir oben sahen (Seite 119) müssen die Frösche im Wasser ertrinken, wenn sie nicht dessen Oberfläche erreichen können, was man z. B. beachten muß, wenn man sich Frösche in der Gefangenschaft halten will. Der Grasfrosch und die braunen Frösche überhaupt gehören nicht in ein Aquarium, sondern in ein Terrarium, wo ihnen feuchtes Moos zur Verfügung steht. Aber auch Wasserfrösche dürfen nicht in Gefäßen mit glatten Wänden gehalten werden, da sie in diesen ertrinken, trotzdem sie die Oberfläche erreichen. Sie bedürfen eines Stützpunktes in Gestalt von rauhen Steinen oder starken Pflanzenteilen, an denen sie sich halten können. Im kalten Wasser brauchen die Tiere die Atemluft nicht so oft zu erneuern, da mit dem Sinken der Temperatur auch die gesamten Lebenstätigkeiten herabgesetzt werden. Im Winter, wo die meisten unserer Frösche unter Wasser ihren Winterschlaf durchmachen und ihre Temperatur nur ein wenig über 0^0 beträgt, ist die Lebenstätigkeit so gering, daß das Lungenatmen ganz unterbleiben kann. Daß die Frösche die bei geschlossenem Mund durch die Nasenlöcher aufgenommene Luft durch eine Schluckbewegung in die Lungen pressen, wurde schon im physiologischen Teil erwähnt.

Bekannt sind die Konzerte, welche die Männchen unserer Lurche — denn nur diese beteiligen sich daran — im Sommer und vor allem im Frühjahr aus den Teichen, Tümpeln und Gräben erschallen lassen. Die Töne bringen die Tiere mit Hilfe des Stimmapparates am Kehlkopf bei geschlossenem Munde hervor. Dabei unterscheiden sich sowohl die Stimmen der verschiedenen Altersklassen als auch die der verschiedenen Froscharten. Am lautesten sind sie bei dem im Wasser singenden Wasserfrosch und bei dem im grünen Laub quakenden Laubfrosch, bei ersterem verstärkt durch die paarigen äußeren Schallblasen, bei letzterem durch den unpaaren Kehlsack. Die braunen Frösche besitzen ja höchstens innere Schallblasen und vermögen mit den beiden erstgenannten Konzertsängern an Frische und Ausdauer des Gesanges nicht zu wetteifern. Überhaupt lassen sie sich im Sommer seltener hören als jene und machen sich mehr in der Brunstzeit im Frühjahr bemerkbar. Die Weibchen, denen allen ja die Resonatoren fehlen und die auch einen schwächer entwickelten Kehlkopf besitzen, stimmen

nicht mit ein in den Wettgesang der Männchen. Nur als Äußerung des Schmerzes lassen sie einige grunzende Töne hören.

In und an dem Wasser finden sich die Frösche immer in ganzen Scharen beisammen, und auch die sonst sich auf dem Lande zerstreuenden braunen Frösche kommen im Frühjahr in großen Mengen im Wasser zusammen, um zu laichen. Aber es ist kein Trieb zur Geselligkeit welcher sie dort vereinigt, sondern die Notwendigkeit, welche bei den Wasserfröschen das ganze Jahr über, bei den Landfröschen wenigstens im Frühjahr besteht, die immerhin spärlich verteilten Wasseransammlungen und Bäche aufzusuchen, um dort zu wohnen, resp. das Laichgeschäft zu vollziehen. Da sich die Tiere so von allen Seiten auf die kleinen Tümpel und Teiche usw. konzentrieren, so müssen sie notgedrungen in großen Mengen in diesen vorkommen, zumal ja ihre sämtlichen Jungen in diesem Wasser ihre erste Jugend verleben. Dabei leben die einzelnen Individuen völlig unbekümmert um einander; jeder tut, was ihm behagt, und läßt sich nicht durch Freud und Leid seines Nächsten stören. Höchstens schnappt einmal ein älterer nach einem schwächeren, kleineren Genossen, selbst wenn das ein Artgenosse sein sollte; wenn er ihn nur bewältigen kann, so frißt er ihn auch.

Im Allgemeinen ist der Frosch ein seßhaftes Tier, das nie die Region verläßt, in der sein Weiher oder Graben liegt, der ihm in seiner Jugend zum einzigen Aufenthaltsort diente. Nur ganz selten ist es in einzelnen Fällen beobachtet worden, daß einmal größere Scharen von Fröschen sich auf die Wanderung machten, um neue Wohnplätze zu suchen. Die Ursache dazu mag in den veränderten Verhältnissen liegen, die z. B. durch ein plötzliches Eintrocknen der Wasserstellen herbeigeführt werden. Auch die Verunreinigung des Wassers, wie sie die moderne Kultur mit ihrem Fabrikbetrieb usw. mit sich bringt, wird öfters für den Beginn solcher Wanderungen ausschlaggebend sein. Aber nicht nur so lokal, sondern auch auf breiteren Zonen treten manchmal Verschiebungen in den Wohnsitzen ein, indem sich die Arten immer weiter und weiter über ihr Gebiet ausdehnen. Da sind es dann wohl vor allem durchgreifende Veränderungen des Klimas, denen die Froscharten folgen. So ist, um ein Beispiel zu nennen, wahrscheinlich der Springfrosch vom Süden her in das deutsche Gebiet vorgedrungen, wo er sich noch weiter auszubreiten scheint. Bei ihren Wanderungen legen die einzelnen Tiere natürlich nur verhältnismäßig kurze Strecken zurück, aber indem sie ihre Brut in dem neuen Wohngebiet ablegen, ist dieser Gelegenheit gegeben, abermals in derselben Richtung weiter zu gehen, und im Laufe nicht allzulanger Zeit kann sich doch eine beträchtliche Verschiebung der Wohnplätze ergeben. Naturgemäß ist dabei der Weg, den die vordringenden Scharen einhalten, gewissermaßen vorgezeichnet durch die Wasserläufe, sumpfige oder feuchte Täler usw. In der reinen Ebene wird die Wanderung eine allmähliche Ausbreitung über ganze Gegenden zur Folge haben. Auch Hügel und Berge bieten der Verbreitung des Frosches keinen Halt, wenigstens finden wir bei uns in Deutsch-

land auf unseren mittelhohen Gebirgen überall noch Frösche, und sogar in den Alpen steigen einzelne unserer Arten bis über 2000 m empor.

Sowohl im Wasser als auf dem Lande vermögen sich unsere Lurche gleich behend fortzubewegen, wobei aber die einzelnen Arten wieder verschiedene Befähigung zeigen. Der Wasserfrosch als ständiger Bewohner des feuchten Elements schwimmt am elegantesten, während der Springfrosch die geschicktesten und größten Sprünge vollführt. Mit den langen, muskulösen Hinterbeinen stoßen sich die Tiere kräftig ab und lassen den Satz, den sie machen, je nach den Umständen höher oder niedriger, näher oder weiter werden, indem sie die Stellung ihrer Darmbeine zur Wirbelsäule entsprechend regulieren. Ziehen sie nämlich das Becken dicht an den Vorderkörper heran, dadurch daß sie die Darmbeinflügel mit Hilfe der Muskulatur beinahe rechtwinklig zur Wirbelsäulenachse stellen, so wird der Sprung vornehmlich ein hoher werden; strecken sie dagegen den ganzen Körper, sodaß die Darmbeinflügel etwa parallel mit der Wirbelsäulenachse verlaufen, so wird vor allem ein Weitsprung resultieren. Dabei helfen die Vorderextremitäten mit, die Bewegung zu regulieren, indem sie den Vorderkörper mehr oder weniger aufrichten. Es ist nicht nur der Verfolger, dem der Frosch durch seinen Sprung entgehen will, sondern auch die Beute wird oft im Sprunge erhascht, wobei es sich zierlich ausnimmt, wenn der Wasserfrosch aus dem Wasser heraus sich nach einem vorüberfliegenden Insekt emporschnellt. Beim Abstoßen vom Boden zum Sprunge bietet der ja allerdings bei den einzelnen Arten verschieden entwickelte Fersenhöcker wahrscheinlich noch einen besonders festen Halt. Auf dem Lande graben die Frösche nie damit, wie es Kröten zu tun pflegen, wohl aber benutzen sie ihn, um sich im Wasser in den weichen Schlamm einzupaddeln. Der Moorfrosch verwendet den Mittelfußhöker auch auf dem Lande zum Scharren. Eine besondere Art der Bewegung außer dem Springen und Schwimmen kommt dem Laubfrosch zu, nämlich das Klettern. Mit Hilfe seiner Haftscheiben an den Spitzen der einzelnen Zehen vermag er sich überall an Laub und andern Pflanzenteilen festzuhalten. Ja auch an den glatten Wänden des Glases, das ihm in der Gefangenschaft meist als Aufenthaltsort dient, saugt er sich ohne Schwierigkeiten fest, wobei ihm das klebrige Sekret der Haut an der Bauchseite und der Unterseite der Oberschenkel hilft. Im Wasser sind es ebenfalls die Hinterbeine, welche die kräftigen Schwimmstöße ausführen, und zwar dienen sie hier allein als Fortbewegungsorgane, denn die vorderen Extremitäten werden beim Schwimmen ganz ruhig in natürlicher Lage vor der Brust gehalten. Die Frösche sind nicht nur imstande, sich im Wasser schnell und leicht fortzubewegen, sondern sie tauchen auch vorzüglich und können lange auf dem Grunde verweilen. Wenn sie verfolgt werden, fahren sie in den weichen Schlamm des Wasserbodens und graben sich völlig darin ein, um sich vor ihren Feinden zu verstecken.

Als Nahrung dienen dem Frosch so ziemlich alle kleineren Tiere, die in seinen Bereich kommen. Er ist ein reiner Fleischfresser; pflanzliche Kost rührt er niemals an. Vor allem sind es die Insekten, welche er im Sprunge erhascht. Er bedient sich dabei seiner Zunge als Fangapparat, denn sobald

ein Käfer oder eine Fliege ihm in erreichbare Nähe kommt, schleudert er sie aus dem Maule heraus, was er ja leicht bewerkstelligen kann, da sie vorn angeheftet ist; und während die Zunge im Ruhezustand nur etwa 2 cm mißt, vermag er sie hierbei bis zu 5 cm zu verlängern. Beim Herausklappen aus dem Munde streift die Zunge den von den Rachen- und Intermaxillardrüsen ausgeschiedenen klebrigen Schleim ab, sodaß das Beutetier bei der Berührung sofort daran hängen bleibt. Sobald dies geschehen ist, wird die Zunge, die sich mit ihren Vorderenden womöglich noch etwas um das gefangene Tier rollt, blitzschnell in das Maul zurückgeschlagen, wo die etwa noch zappelnde Beute mit den Zähnen des Oberkiefers und Gaumens festgehalten wird, um alsbald ganz und unzerkaut hinabgeschluckt zu werden. Außer Insekten sind es Würmer, Schnecken mit und ohne Gehäuse, junge Fische, junge Angehörige der eigenen Gattung und Art, Teichmolche, kleine Eidechsen, junge Nattern, ja selbst kleine Säugetiere, welche dem nimmersatten Lurch zum Opfer fallen. Da kann es denn nicht ausbleiben, daß sein Verdauungskanal oft strotzend vollgefüllt ist mit allerlei gierig hinabgewurgten Leckerbissen. Manchmal ist aber auch Schmalhans Küchenmeister, wenn die Witterung anhaltend ungünstig ist, doch scheint sich unser Frosch nicht allzuviel aus einer Hungerperiode zu machen, denn an seinem Wesen merkt man keine Veränderung. Er hält auch eine Reihe von Monaten ohne Nahrung aus, wobei er allerdings merklich abmagert. Während der kalten Jahreszeit, wenn er in den Winterschlaf versunken ist, nimmt er ja niemals Nahrung zu sich; allerdings ist dann auch die Lebenstätigkeit bei ihm auf ein Minimum herabgesetzt. — So unentbehrlich und notwendig dem Frosch Feuchtigkeit ist, trinkt er doch niemals das Wasser, sondern den ganzen, ziemlich bedeutenden Vorrat davon nimmt er durch die Haut direkt aus dem umgebenden Wasser oder der feuchten Luft in seinen Körper auf. Dürigen führt als Beispiel einen Laubfrosch an, der halb ausgedörrt war und der, nachdem er in Berührung mit Wasser kam, nach einer Stunde $^2/_3$ mehr wog als vorher. Konstante trockene Hitze vertragen unsere Lurche am wenigsten. Diese trocknet ihnen die Haut aus und macht die Hautatmung zur Unmöglichkeit. Die große Harnblase dient auch als Reservoir von Feuchtigkeit, die im Notfalle dem Körper zugute kommen kann.

Wenn die Frösche den Sommer über gelärmt und sich an der reichlich zur Verfügung stehenden Nahrung delektiert haben, kommt für sie mit dem Hereinbrechen der kalten Jahreszeit die Periode, in der ihre Lebenstätigkeit mit zunehmender Kälte immer mehr herabsinkt, bis sie im Winter auf ein Minimum reduziert, äußerlich kaum noch wahrnehmbar ist. Im Oktober, bei besonders unfreundlicher Witterung auch schon im September, verkriechen sich die Wasserfrösche im Schlamm, und auch die Vertreter der meisten andern Arten suchen ein gleiches Winterquartier auf. Bei milderem Wetter kommen sie noch einmal hervor, bald aber lockt sie auch die schwache Sonne nicht mehr aus dem tiefen Schlamm, in dem sie ihre Zuflucht gesucht haben. Die alten Frösche gehen am tiefsten, die jungen graben sich mehr oberflächlich ein und kommen deshalb eher noch einmal

bei wärmerer Witterung hervor, schließlich aber vergraben auch sie sich endgültig zum Winterschlaf. Dieser dauert nun verschieden lang bei den einzelnen Arten und richtet sich auch innerhalb einer Art nach dem Klima des Wohngebietes. Es ist auch nicht ein bestimmter Temperaturgrad, der für das Aufsuchen und Verlassen der Winterverstecke maßgebend wäre, sondern die gesamten Witterungs- und Temperaturverhältnisse spielen dabei eine Rolle. So zeigt sich im Herbst unser Wasserfrosch noch im Freien bei einer Temperatur, die ihn im Frühjahr noch nicht wieder zum Beendigen des Winterschlafes zwingt. Im Allgemeinen aber kann man sagen, daß unsere Frösche im Oktober, spätestens Anfang November sämtlich ihre Winterquartiere bezogen haben. Wie schon mehrfach erwähnt, hört während dieser Zeit jede intensivere Lebenstätigkeit auf, doch erstarren die Tiere nicht etwa vollständig, so daß sie „hartgefroren" wären. Wenn sie mitten im Winter aus ihrem Versteck herausgenommen und in die Wärme gebracht worden sind, werden sie nach kurzer Zeit munter und springen davon. Solange nur die Temperatur in dem Wasser, in dessen Grund sie sich vergraben haben, noch ein geringes über 0° beträgt, ertragen sie die Kälte, ohne Schaden zu nehmen. Auch schwacher Frost schadet ihnen nichts, wie man denn Frösche gefunden hat, die mit den Hinterextremitäten und den Händen im Eise eingefroren, und deren Kopf, Rücken und Bauch mit einer feinen Eiskruste umgeben waren, die aber nach vorsichtigem Auftauen ruhig weiterlebten. (Knauthe 1892). Am meisten widerstandsfähig gegen niedere Temperaturen ist der Grasfrosch, der denn auch am weitesten nach dem Norden zu verbreitet ist, und entsprechend hoch in den Alpen vorkommt. Ebenso erwacht er bei uns am frühesten von seinen Artgenossen aus dem Winterschlaf, meist schon bei wenigen Graden über 0, und kommt aus seinem Winterasyl hervor. So ist er manchmal schon Ende Februar zwischen den noch vorhandenen schwimmenden Eisstückchen der Tümpel und Gräben zu finden. Im März und April kommen dann auch die meisten anderen unserer Frösche hervor, und alle machen sich alsbald an das Laichgeschäft. Zuerst erscheinen die jungen Frösche, die ja im Herbst noch am längsten im Freien sichtbar waren, und die sich nur oberflächlich im Schlamm vergraben hatten; bald folgen ihnen aber auch die älteren Genossen nach.

Im März, April und Mai herrscht überall in den Wasseransammlungen, Gräben, Weihern und Teichen ein geräuschvolles Treiben. Die Männchen stimmen ihre melodischen Gesänge an und suchen sich gegenseitig in der Modulation und Stärke ihrer Stimme zu übertreffen, um die Weibchen anzulocken. Der Grasfrosch beginnt am frühesten mit dem Laichen, am spätesten vollzieht sich die Paarung der Geschlechter beim Wasserfrosch, wo sie manchmal erst im Juni vor sich geht. Da der Grasfrosch oft seinen Laich absetzt, während noch Eisschollen auf dem Wasser treiben, so ist es klar, daß er sich sofort nach dem Aufgeben des Winterverstecks der Paarung hingibt, ohne noch vorher Nahrung aufgenommen zu haben. Es ist denn auch beobachtet worden, wie solche Frösche nach dem Laichen trotz des warmen Frühlingswetters noch einmal sich im Schlamm verkrochen, um erst

nach 14 Tagen etwa endgültig hervorzukommen (Marquis). Wenn dagegen der Wasserfrosch zur Begattung schreitet, hat er schon seit langer Zeit das Winterlager verlassen und inzwischen ausreichend Gelegenheit gehabt, Nahrung zu sich zu nehmen.

Übersicht der Laichzeiten.

Art	Monat				
Grasfrosch	Ende Februar	März			
Moorfrosch		Ende März	April		
Springfrosch		März	April		
Laubfrosch				Mai	
Wasserfrosch				Ende Mai	Juni

Meist häuten sich die Frösche, nachdem sie von der Winterruhe wieder ans Tageslicht gekommen sind, und erscheinen dann im frischen, farbenprächtigen Kleid zur Paarung. Die Daumenschwielen der Männchen treten um diese Zeit deutlich hervor und sind besonders fest. Beim Grasfrosch färbt sich die sonst helle weißliche Kehle des Männchens graublau bis himmelblau, wozu auch noch der ganze Körper mit einem bläulichen Schein überflogen werden kann. Bekannt ist das Hochzeitskleid der Moorfroschmännchen, der sogenannte „blaue Reif“ oder „blaue Nebel“, ein intensiv blauer Schimmer, welcher überall in der Haut wahrnehmbar ist. Bei den Grasfroschweibchen tritt zur Paarungszeit ebenfalls eine Veränderung der Haut auf, indem an vielen Stellen der Oberseite ausschlagartig kleine Warzen erscheinen, welche Brunstwarzen genannt worden sind. Die stecknadelkopfgroßen, perlartigen Erhebungen von weißer oder blaßrosa Farbe sind am größten und zahlreichsten an den Seiten des Rumpfes; nach vorn werden sie kleiner, und ebenso nach hinten, wo sie sich auch auf der Oberseite der Ober- und Unterschenkel wahrnehmen lassen.

Da äußere Geschlechtswerkzeuge fehlen, so ist die Besamung nur eine äußere, das Sperma wird den Eiern erst außerhalb des weiblichen Organismus zugesetzt. Trotzdem aber findet eine Kopulation statt. Das Männchen umklammert das Weibchen mit den vorderen Extremitäten dicht hinter dessen Armen. Die Daumenschwielen werden dabei fest von der Ventralseite her in die unmittelbar hinter dem Schultergürtel gelegene Gegend der Bauchwand gepreßt. Wir sahen schon im anatomischen Teil, daß die Vorderarme der Männchen besonders starke Muskeln aufweisen, die an entsprechenden Leisten des Knochenskeletts ihren Stützpunkt finden. Demgemäß ist der Druck, welchen das Männchen mit seinen Armen ausüben kann, ein ziemlich bedeutender. Es kommt vor, daß dem Weibchen die Brust völlig eingeschnürt wird, oder daß die harten Daumenschwielen seine Haut durchbohren, so daß das Weibchen an der Umklammerung zugrunde geht; und auch bei minder heftigen Liebesbeweisen von seiten der Männchen tragen die weiblichen Frösche oft an den betreffenden Stellen eine mehr oder

weniger verletzte Haut davon. Die Brunst der Männchen ist eine so starke, daß sie zu dieser Zeit, wenn nicht genügend Weibchen vorhanden sind, alles umklammern, dessen sie habhaft werden können. Nicht nur die eigenen Geschlechtsgenossen, sondern auch große Wassermolche, Fische und sogar tote Gegenstände, wie schwimmende Holzstücke, werden krampfhaft umfaßt, und gerade in manchen Fischzüchtereien ist dieses Sichvergreifen an Fischen, die infolge der unnatürlichen Pressung eingehen, der Hauptgrund zur Ausrottung der Frösche, die ja allerdings auch die junge Brut der Fische gefährden.

Je nach Art und nach der Temperatur dauert die Kopulation verschieden lange. Wärme wirkt beschleunigend auf das Laichgeschäft, welches dann in wenigen Tagen beendet sein kann. Gewöhnlich jedoch bleiben die Männchen viel länger in ihrer Stellung auf dem Rücken der Weibchen sitzen und warten auf das Laichen derselben. Auch scheinen die Zeiten bei den einzelnen Arten selbst recht verschieden zu sein, denn von Goltz wird zum Beispiel für den Grasfrosch 4—5 Tage bei warmer Witterung, 8—10 Tage bei kalter Witterung angegeben. Dagegen haben andere wieder die Kopulation viel länger dauern sehen; danach soll sie beim Grasfrosch wochenlang dauern, Steinach beobachtete einmal 7 Wochen; beim Wasserfrosch hat man ebenfalls wiederholt ein und dasselbe Paar 4 Wochen lang in Umarmung gefunden.

Über das Verhalten der Eier und des Samens während der Paarung sind Untersuchungen am Grasfrosch mitgeteilt worden (Nussbaum, Lebrun 1891). Danach befinden sich die Eier zu Beginn der Kopulation alle noch im Ovarium. Erst nach einigen Tagen platzen die Follikel, und es fallen die reifen Eier in die Leibeshöhle, welcher Vorgang sich wahrscheinlich innerhalb einiger Stunden abspielt. Nach Hertwig und Lebrun entstehen durch die Kompression der Gefäße Zirkulationsstörungen und bringen die Follikel zum Platzen. Aus der Leibeshöhle gelangen die Eier, wie schon im morphologischen Abschnitt beschrieben wurde, in die Ostien der Tuben und von da in die Eileiter, deren Kontraktionen sie in die Uteri befördern. Wie wir wissen, werden die Eier beim Durchwandern der Eileiter mit den sekundären gallertigen Hüllen versehen. In den Uteri bleiben sie einige Zeit und sammeln sich dort zu großen Klumpen an, indem sie vermöge der Gallerte miteinander verkleben. Endlich werden sie am Schluß der Paarungsperiode auf einmal ins Wasser entleert. Man kann diesen Vorgang den „Geburtsakt" der Eier nennen. Die Zahl der abgesetzten Eier ist nach den Arten verschieden, beim Grasfrosch beläuft sie sich auf mehrere Tausend. — Beim Grasfroschmännchen befindet sich zunächst kein Sperma in den Samenblasen. Erst während der Umarmung des Weibchens gelangen die Samenfäden aus dem Hoden hinein und füllen sie bald straff aus. In dem Moment, wo das Weibchen seine Eier fallen läßt, ergießt auch das Männchen seinen Samen darüber, worauf, wie wir gesehen haben, die Spermatozoen in die einzelnen Eier eindringen und diese nun erst im eigentlichen Sinne befruchten. Nachdem beide Tiere ihre Geschlechtsprodukte

entleert haben, läßt das Männchen das so lange festgehaltene Weibchen endlich wieder frei.

Nussbaum (1896) hat auch festzustellen versucht, ob die Umklammerung der Weibchen durch die Männchen unbedingt zur Eiablage nötig sei, und fand beim Grasfrosch, daß auch bei direkt aus dem Winterschlaf isolierten Weibchen alle Vorgänge, wie Platzen des Ovariums, Wanderung der Eier durch die Eileiter, Sammeln derselben im Uterus und schließliche Entleerung des Laiches durch die Cloake, ähnlich wie auf gewöhnliche Weise vor sich gingen, nur wurde mehr Zeit dazu gebraucht, und der Laich kam nicht, wie es normal geschieht, auf einmal zum Vorschein, sondern in einzelnen Portionen; auch wurden die Eier, welche längere Zeit im Uterus verharrten, absorbiert. Es ist also das Männchen beim Grasfrosch nicht absolut nötig für die Eiablage der Weibchen, aber seine Anwesenheit läßt die einzelnen Vorgänge doch glatter von statten gehen. Von dem Wasserfrosch hat schon Spallanzani berichtet, daß die Weibchen auch nach Trennung von den sie umklammernden Männchen, wenn ihre Eier schon im Uterus sind, dieselben ablegen, daß sie dies aber nicht tun, wenn sie überhaupt nicht mit Männchen in Berührung gekommen sind.

An Fröschen, die in der Gefangenschaft gehalten wurden, hat man oft beobachten können, daß die Grasfrösche sich leicht wie im Freien paaren und befruchteten Laich liefern, daß dagegen Wasserfrösche nur dann laichen, wenn ihre Eier bereits im Uterus waren, als sie gefangen wurden.

Da die Froschmännchen, wie oben gesagt, in der Brunstperiode beinahe wahllos alles umklammern, was in ihren Bereich kommt, so ereignet es sich auch, daß einmal ein Männchen der einen Art ein Weibchen einer andern umfaßt und mit ihm den Begattungsakt ausführt, also seinen Samen über den von diesen abgesetzten Laich ergießt. Wenn die Eier von dem fremden Samen regelrecht befruchtet würden, so müßten sie sich weiter entwickeln und Bastardgeschöpfe entstehen, die Kennzeichen sowohl der väterlichen als auch der mütterlichen Art an sich trügen. In der Natur aber findet man niemals solche Blendlinge, und das hat seinen Grund, wie man aus darauf gerichteten Untersuchungen erfahren hat, darin, daß meist die Spermatozoen gar nicht fähig sind, in die Eier einer andern Art einzudringen; geschieht dies aber doch, so entwickeln sich die Eier nicht über die ersten Furchungsstadien hinaus. Allerdings ist es in manchen Fällen, wie wir sahen, gelungen, künstlich Bastarde zu erzeugen. Am meisten sind die Spermatozoen des Grasfrosches geeignet, in fremde Eier einzudringen, da sie dünn und spitz sind; das Gegenteil ist der Fall mit den plumpen und stumpfen Samenfäden des Wasserfrosches (Pflüger und Smith 1883).

Je nach der Art sind die Laichballen größer oder kleiner, immer aber quillt die Gallerte der Eihüllen durch den Zutritt des Wassers gewaltig auf, so daß der Durchmesser eines einzelnen Eies die Länge von 1 cm erreichen kann. Die Gallerte schützt nun das verhältnismäßig kleine lebende Ei in ihrer Mitte vor Verletzung, vor den Angriffen von allen möglichen

Feinden, wie Vögeln, Fischen, Schnecken oder Krebsen, welche alle gern das weiche Plasma verzehren möchten, aber durch die schleimige, zähe Hülle daran gehindert werden. Auch vor dem Vertrocknen sind die Eier durch die Gallerte für einige Zeit gesichert, wenn einmal das Wasser des Tümpels oder Grabens, in dem sie sich befinden, verdunsten oder wegfließen sollte. Gleich nach der Ablage sinken die Laichklumpen auf den Boden der Gewässer nieder, oder sie bleiben in den Verzweigungen und Blättern der Wasserpflanzen hängen. Die Eltern kümmern sich in keiner Weise weder um den abgelegten Laich noch um die später daraus hervorgehenden Jungen. Während der in der wärmeren Jahreszeit abgelegte Laich der Wasser- und der Laubfrösche auf dem Boden des Wassers liegen bleibt und sich dort weiterentwickelt, wo er ja genügend durchwärmt wird, steigen die im frühesten Frühling gelegten Eier des Grasfrosches nach einigen Tagen an die Oberfläche, wohl hauptsächlich durch den Auftrieb der Gasblasen, welche von den Wasserpflanzen unter die Laichballen gesetzt werden. Wie wir gesehen haben, kehren sie ihre pigmentierte Seite, die bei ihnen besonders dunkel ist, nach oben und vermögen so die zu dieser Jahreszeit noch spärlichen Wärmestrahlen der Sonne zu absorbieren.

Übersicht der Eigrößen und Entwicklungszeiten.

Art	Durchmesser des Eiplasmas mm	Durchmesser der Eihüllen mm	Zahl d. Tage vom Laichen — Ausschlüpfen der Larven	Länge d. Larven beim Ausschlüpf. mm
Grasfrosch	1,80—2,12	10	21—23	6—8
Laubfrosch	1—1,5	5	10—14	5
Wasserfrosch	1,5—1,7	6	6—7	5—6
Moorfrosch	0,7	—	—	3

Die Dauer der Entwicklung der Embryonen in den Eischalen schwankt bei den einzelnen Arten etwa zwischen einer und drei Wochen. Wie dann die jungen Larven heranwachsen und sich allmählich auf dem Wege einer Metamorphose zu den typischen Fröschchen umwandeln, haben wir bereits erfahren.

Hier sei noch einiges über die Größe der Kaulquappen bemerkt. Aus den kleinen, nur wenige Millimeter langen Larven, als welche sie die Eier verlassen, entwickeln sie sich durch reichliche Nahrungsaufnahme zu ganz ansehnlichen Tieren, doch ist die größte Länge, welche sie je erreichen, bei den einzelnen Arten verschieden, wie wir gleich sehen werden. Dabei liegt dieses Stadium nicht etwa am Ende der Metamorphose, sondern wird etwa erreicht, wenn die Hinterbeine erscheinen. Von da ab schrumpfen die Tiere scheinbar zusammen, indem der mächtige Ruderschwanz allmählich resorbiert wird, der vorher lange, spiralig aufgerollte Darm sich verkürzt und dadurch der Rumpf schlanker erscheint; vor allem aber sehen sie nun

deshalb kleiner aus, weil ihre Kiemendeckel schwinden, welche dem ganzen Vorderkörper ein so gedrungenes, plumpes Aussehen verliehen hatten, da ja die vorderen Extremitäten völlig unter ihnen versteckt waren. So kommt es, daß der junge Frosch, der aus dem Wasser ans Land steigt, viel schmächtiger und kleiner erscheint, als es vorher die Kaulquappe war. Die folgende Tabelle zeigt das durchschnittliche Verhältnis der größten Larvenlänge zum jungen Frosch, dessen Schwanz eben geschwunden ist; die Zahlen sind aus Dürigen entnommen.

Vergleichende Übersicht der Körperlängen der Kaulquappe und des Frosches nach Beendigung der Metamorphose.

Art	Größte Länge der Kaulquappe mm	Länge des jungen Frosches mm
Wasserfrosch	50—80	18—20
Springfrosch	45—56	15
Laubfrosch	43	13—18
Grasfrosch	40	11—14
Moorfrosch	32	12

Diese Maße haben nur annähernde Geltung, denn es kommt vor, daß sogar die Kaulquappen einer einzigen Brut in ein und demselben Gewässer ganz verschiedene Längen aufweisen und auch auf verschieden weit fortgeschrittenen Entwicklungsstadien stehen. Das muß natürlich als Ursache eine verschiedene Temperatur und Beschaffenheit der einzelnen Regionen des betreffenden Wassers haben, denn im allgemeinen entwickeln sich Tiere gleicher Arten unter gleichen Bedingungen auch übereinstimmend mit einander. — Die Entwicklung kann auch völlig unterbleiben, wenn das Wasser sich zu ungünstig für die Lebensbedingungen der Embryonen zeigt. In salzigem oder brackigem Wasser z. B. geht die Brut, welche dorthin abgesetzt worden ist, gewöhnlich zu Grunde. Außergewöhnliche Umstände, anhaltend niedrige Temperatur oder schlechte Ernährung, können es mit sich bringen, daß die Kaulquappen sich in ihrem Geburtsjahre überhaupt nicht mehr zu Fröschen umbilden, sondern als Larven überwintern, um im nächsten Jahr, wenn sie den Frost und die Kälte aushalten konnten, erst die Metamorphose zu vollenden (z. B. in Almtümpeln der Hochalpen.)

Auch schon die Larven der Frösche sind Fleischfresser, wie jetzt feststeht, während man früher allgemein annahm, besonders im Hinblick auf ihren langen Darm, daß sie vornehmlich oder sogar ausschließlich von pflanzlicher Kost lebten. Allerdings nehmen sie außer allerlei kleinem Getier auch Pflanzenteile in sich auf, doch überwiegt die Fleischnahrung bei weitem. Durch das Experiment hat man gezeigt, daß sie sich bei rein vegetabilischer Ernährung nicht zu Fröschen entwickeln. Es ist zu ihrem Gedeihen also unbedingt eiweißhaltige Nahrung, wie sie der Tierkörper bietet, nötig. Die Kaulquappen fressen nun Infusorien, Rädertierchen, kleine Krebse und

sonstige kleine Organismen, die sie mit ihren Hornschnäbeln von den Wasserpflanzen und dem Boden des Gewässers abnagen. Dabei nehmen sie gelegentlich auch die so häufigen kleinen Kieselalgen oder die nicht minder verbreiteten Grünalgen in sich auf.

Nach etwa 3monatlicher Entwicklung klettern die jungen aus der Metamorphose entstandenen Fröschchen aufs Land und zerstreuen sich in die ihnen zusagenden Gebiete in größerer oder geringerer Nähe vom Wasser. Daß die Jungen des Wasserfrosches hiervon eine Ausnahme machen und dauernd im Wasser oder wenigstens in unmittelbarer Nähe desselben bleiben, wurde schon erwähnt. Durch die im Sommer reichlich zu Gebote stehende Nahrung fördern die kleinen Fröschchen ihr Wachstum, während dessen sie sich mehrmals häuten.

Je älter die Haut eines Frosches ist, desto unansehnlicher wird sie, bis schließlich kurz vor der Häutung die alte Schicht der Oberhaut, welche demnächst abgestoßen werden soll, sich von der bereits darunter neu gebildeten etwas abhebt, so daß dadurch die Farben noch mehr getrübt werden. Auf der Mittellinie des Rückens platzt endlich die alte Hautschicht, und der Frosch schlüpft unter einigen Anstrengungen, die tote Hülle los zu werden, aus ihr heraus, wobei sie gewöhnlich in Fetzen reißt, die er meist sogleich wieder frißt. Das frisch gehäutete Tier sieht dann farbenprächtiger aus als zuvor. Wie erwähnt häuten sich die Frösche nach dem Verlassen des Winterlagers, aber auch im Sommer noch wiederholte Male. Nur wenn sie krank sind, was besonders in der Gefangenschaft nicht selten vorkommt, unterbleibt die Häutung, ein sicheres Zeichen des baldigen Verendens der Tiere.

Die jungen Frösche beziehen im Herbst später als ihre älteren Artgenossen das Winterquartier im Schlamm des Gewässers, und graben sich auch nicht so tief in diesen ein. Im nächsten Frühjahr werden sie daher durch die von oben kommende Sonnenwärme zuerst wieder aus dem Winterschlaf geweckt. Erst im dritten Lebensjahre werden die Frösche geschlechtsreif, sind dann aber meist noch nicht ganz ausgewachsen.

Das Alter festzustellen, welches die Tiere im Freien überhaupt erreichen, ist bei ihrer Lebensweise kaum möglich. Es sind daher nur ein paar Daten von Fröschen bekannt, die in der Gefangenschaft lebten. So brachte es einer auf $7^1/_2$ Jahre, während ein aus der Larve gezogener Laubfrosch gar $10^1/_4$ Jahr alt wurde.

Schließlich seien hier noch einige Feinde des Frosches erwähnt; das sind außer den Parasiten, die wir bereits kennen lernten, vor allem Schlangen, insbesondere Ringelnattern, ferner Störche und Iltisse.

D. Systematik.

Alle unsere deutschen Frösche gehören mit einer einzigen Ausnahme, dem Laubfrosch, der Familie der echten Frösche oder Ranidae an. Der Laubfrosch dagegen steht ihnen etwas ferner als Vertreter der Familie der Baumfrösche oder Hylidae. Die Unterschiede dieser beiden Familien werden wir noch kennen lernen; zunächst wollen wir uns mit den 5 einzelnen Arten unserer Frösche beschäftigen. (Siehe auch die farbige Tafel am Schluß des Buches.)

Die echten Frösche Deutschlands sind alle Angehörige der Gattung Rana, und wir können bei ihnen wieder zwei Gruppen unterscheiden, nämlich die grünen Frösche und die braunen Frösche. Wie ja die Bezeichnung angibt, ist es vor allem die Farbe, welche das Merkmal für diese Sonderung abgibt; dazu kommen dann noch einige weitere Merkzeichen, die in der nachher wiedergegebenen Bestimmungstabelle unserer einheimischen Raniden von Dürigen angeführt sind.

Grüne Frösche. Nur eine einzige Art.

Rana esculenta Linné. (esculentus = eßbar) der **Wasserfrosch,** von welchem außer der Stammform noch eine Varietät, der Seefrosch, bei uns vorkommt.

Die Länge des typischen Wasserfrosches beträgt 7—8 cm von der Schnauzenspitze bis zum hintern Ende des Rückens. Das Stirnbein ist sehr schmal und deutlich gewölbt, der Teil zwischen den nahe beisammen stehenden Augen weist eine Längsrinne auf. Die Gaumenzähne, an jeder Seite gewöhnlich 3, stehen zwischen den Choanen; sie sind spitzer und länger als bei dem Gras- und Moorfrosch. Die Längsachsen der beiden Gruppen konvergieren nach hinten. Der Fersenhöcker ist $^1/_2$—$^2/_3$ so lang als die 1. Zehe, stark, seitlich zusammengedrückt, scharfkantig, halbmondförmig. Die Schwimmhäute sind vollständig, d. h. sie reichen bis an die Enden der Zehen. Die in der Brunstzeit auftretenden Daumenschwielen des Männchens sind einheitlich, nicht durch Einschnitte in Abteilungen gegliedert. Der männliche Wasserfrosch ist durch zwei äußere Schallblasen ausgezeichnet, die bis zu Kirschgröße angeschwellt werden können. Die Farbe des Wasserfrosches ist immer ein mehr oder weniger deutliches Grün, das nur selten broncefarbige, braune, graue oder gar blaue Töne annimmt. Die Oberseite der Oberschenkel ist dunkel marmoriert. In der Mittellinie des Rückens findet sich oft ein längs verlaufendes helles Band. Bei der Stammart (Rana esculenta typica) ist immer ein dreieckiger Schläfenfleck hinter dem Trommelfell in größerer oder geringerer Schärfe zu sehen, der aber zum Unterschied von den braunen Fröschen sich nicht auf das

Fig. 86.

Hand des männlichen Wasserfrosches (n. Leydig).

Trommelfell erstreckt, sondern dieses hebt sich als helle Kreisfläche deutlich von der Umgebung ab.

Von dieser Stammart unterscheidet sich der Seefrosch, R. esculanta var. ridibunda, durch seine bedeutendere Größe; er wird 10—12 cm lang; ferner durch seine einförmiger grüne, matte Haut, die auch warziger ist als die ziemlich glatte des typischen Wasserfrosches. Der Fersenhöcker des Seefrosches ist klein, elliptisch, seitlich nicht zusammengedrückt, schwach wulstartig hervorragend, ziemlich weich und nur $^1/_4$—$^1/_3$ so lang als die 1. Zehe.

Der Wasserfrosch hält sich das ganze Jahr über im Wasser oder in dessen unmittelbarer Umgebung auf. Nur selten wechselt er seinen Wohnplatz; höchstens Verschlechterung des Wassers oder völliges Vertrocknen desselben treibt ihn dazu. Wir finden ihn überall in Gräben, Tümpeln, Teichen und sonstigen Wasseransammlungen, von denen er diejenigen bevorzugt, deren Ufer mit Binsen, Schilf, hohem Gras und dergleichen bewachsen sind. Auch im hügeligen Gelände ist er noch zu Hause und am Fuße der Gebirge, nicht aber in den großen Höhen der letzteren selbst. In den Alpen ist er selten über 1000 m angetroffen worden.

Der Seefrosch ist im Gegensatz zu ihm ein Bewohner der reinen Ebene, wo er in den größeren Wasseransammlungen, in Seen, im Unterlauf langsam fließender Ströme und Flüsse haust.

Von allen unsern Fröschen laicht der Wasserfrosch am spätesten. Erst Ende Mai und im Juni finden wir die Geschlechter in Paarung. Das Konzert der Männchen wird aber nicht nur zu dieser Zeit, sondern den ganzen Sommer über bis Anfang September bei günstiger Witterung gehört. Den Laich setzen die Weibchen stoßweise in mehreren kleinen Mengen ab, worauf er dann zu Boden sinkt und sich am Grunde der Gewässer weiterentwickelt. Der Durchmesser des hellen, unten gelblichen, oben bräunlichen Eiplasmas beträgt 1,5—1,7 mm, der der Gallerthüllen 6 mm. Die Larven verlassen das Ei nach 6—7 Tagen als winzige Geschöpfchen von etwa 5 mm Länge. Nach 14 Tage erst schwinden bei ihnen die äußeren Kiemen. Die Kaulquappen wachsen nun lebhaft heran und erreichen eine Länge von 50—80 mm. Wenn die Witterung und die sonstigen Verhältnisse ungünstig sind, kommt es vor, daß sie als Larven überwintern, worauf sie dann im folgenden Frühjahr als besonders große Kaulquappen den Naturfreund in Verwunderung setzen. Die Farbe der Larven ist zuerst grüngelb, geht dann aber bald über oliven- oder bräunlichgrau in den grünlichen Ton der Art über. Wenn die Vorderbeine durchgebrochen sind, ist auch die typische Zeichnung des Frosches vorhanden.

Gegen Ende August und Anfang September erscheinen dann die Jungfrösche, welche 18—20 mm lang sind. Mitte Oktober begeben sich alle erwachsenen Wasserfrösche zum Winterschlaf in den Schlamm, die jungen bleiben aber noch im Freien, wo man sie bis zum Eintritt des Frostes finden kann.

Nach 3 Jahren werden die Tiere zum ersten Mal geschlechtsreif. Sie haben dann eine Länge von etwa 7 cm erreicht und stehen in Bezug auf

Frische der Hautfarben auf dem Höhepunkt. Sie werden aber viel älter und wachsen in der Folgezeit auch noch weiter.

Im allgemeinen ist der Wasserfrosch, ebenso wie seine Verwandten, ein harmloser Geselle, der sich dem Menschen in gewisser Hinsicht nützlich erweist durch das Fleisch seiner Schenkel, das namentlich in Frankreich und Süddeutschland als Leckerbissen gilt und auch tatsächlich an Zartheit kaum von einem andern Fleisch übertroffen wird. Gelegentlich wird der Frosch aber der Fischbrut schädlich, da er sich nicht scheut, kleine Fische und selbst junge Enten (?) anzugreifen und zu verzehren.

Synonyma (n. Dürigen) Rana fluviatilis Rondel. 1554. — R. aquatica citrina et R. aqu. viridis Schwenckf. 1605. — R. edulis Aldrovandi 1663. — R. aquatica Ray 1713. — R. viridis Rösel 1758. — R. esculenta Linné 1758 (S. N. Edit. X.) — R. vulgaris Bonnaterre 1789. — R. palmipes Spix 1840. — Pelophylax esculentus Fitzinger 1843. —

Braune Frösche. Drei deutsche Arten.

Rana muta Laurenti (mutus = stumm, still), **der Grasfrosch.** Die Länge des Grasfrosches beträgt durchschnittlich 6—8 cm, es kommen aber auch alte Exemplare von 10 cm vor. Gewöhnlich sind die Weibchen etwas größer als die Männchen. Im Gegensatz zum Wasserfrosch ist seine Stirn flach und breit, so daß die Augen weit voneinander getrennt sind. Die Haut ist glatt, nur einige Drüsenreihen, besonders auf der Seitenlinie des Rückens, bilden kleine Erhebungen darin. Oft findet sich im Nacken der Tiere eine Vförmige Figur, die durch das Konvergieren zweier kurzer Drüsenreihen zustande kommt. Der Fersenhöcker ist schwach, weich, kürzer als die Hälfte der ersten Zehe und bildet einen länglich-runden stumpfen Wulst. Die Schwimmhäute sind unvollkommener als beim Wasserfrosch. Die Daumenschwielen der Männchen treten in vier Abteilungen auf. Die beiden Gruppen der etwas hinter den Choanen liegenden Gaumenzähne stellen schmale Leisten dar, welche sich etwas schräg nach hinten zusammenneigen und zwar mehr als beim Moorfrosch. Die Zähne selbst sind auch länger, spitzer und gebogener als bei der genannten Art. Die Männchen besitzen innere Schallblasen.

Fig. 87.

Hand des männlichen Grasfrosches (n. Leydig).

Die Farbe des Grasfrosches ist auf der Oberseite ein Braun, das aber auch ins Rotbraun, Gelbbraun und Fleischrot, sowie Schwarzbraun hinüberspielen kann. Die Weibchen sind oft heller. Auf dem Grundton finden sich dunkelbraune oder schwarze Flecke aufgesetzt. Die Unterseite ist weiß mit einem gelblichen, rötlichen oder grauen Anflug und ist getüpfelt mit roten, gelblichen oder bräunlichen Flecken, die besonders zur Laichzeit deutlich hervortreten. Bekannt ist der bläuliche Schimmer, welcher bei den Männchen zur Brunstzeit besonders an der Kehle und Oberkinnlade auftritt und sogar blaugrau oder tiefblau erscheinen kann. Bei den Weibchen findet sich zur Brunstzeit auf der Haut eine weiße Beperlung in Gestalt von nicht verhor-

nenden Wucherungen und Höckerbildungen in der Epidermis. Wie allen braunen Fröschen, so kommt auch dem Grasfrosch ein deutlicher Schläfenfleck zu, der im Gegensatz zu dem Verhalten beim Wasserfrosch das Trommelfell mit umfaßt, so daß es hier nicht durch die Farbe von seiner Umgebung hervorgehoben ist. Dieser Schläfenfleck ist aber bei den einzelnen Individuen verschieden stark ausgeprägt und verblaßt meist im Alter. Durch das Spiel der Chromatophoren kann die Farbe der einzelnen Individuen selbst je nach der Verfassung derselben und den äußeren Bedingungen sich erheblich ändern.

Außer diesen Farbenabweichungen, welche der Anlaß zur Aufstellung einer ganzen Anzahl von Farbenspielarten waren, die sich aber nicht konstant erweisen und zwischen denen alle Übergänge vorkommen, — unterscheidet man mehrere Formvarietäten:

R. muta var. acutirostris, der spitzschnauzige Grasfrosch. Er ist kleiner als die typische Form und vor allem durch seinen spitzen Kopf ausgezeichnet, was ihm eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Springfrosch verleiht. Sonst gleicht er in Körperbau, Fersenhöcker, Daumenschwielen, Färbung usw. dem echten Grasfrosch. Er wurde gefunden in der Schweiz, Baden, Siebengebirge, Linz a. Rh., Offenbach a. M., Schwanheimer Wald, Westfalen und sonst noch mehrfach.

R. muta var. striata, der gestreifte Grasfrosch. Er hat seinen Namen von einem hellen Band, das bei ihm ähnlich wie beim Wasserfrosch in der Mittellinie des Rückens verläuft. Nicht selten ist dieses Band dunkel umsäumt. Dies macht ihn dem Moorfrosch ähnlich, sonst gleicht er völlig dem typischen Grasfrosch. Man fing ihn am Nieder-Rhein, in den nassen Haidegründen bei Münster i. W., in der Umgebung von Berlin.

Eine andere Einteilung macht Fatio, der eine var. acutirostris und eine var. obtusirostris unterscheidet, welch' letztere er wieder in drei Serien gliedert nach der Färbung, nämlich in flaviventris (gelbbauchig), rubriventris (rotbauchig) und viridis (grün).

Man hat erst in neuerer Zeit begonnen, auf die feineren Unterschiede der einzelnen Individuen zu achten, und so kommt es, daß die Einteilung der Grasfrösche noch keine sichere ist. Vor allem wird es sich darum handeln, ob man alle als Varietäten der einen Art aufzufassen hat, oder ob diese in eine Anzahl konstanter Arten zu zerlegen ist.

Der Grasfrosch ist so recht ein Allerweltbewohner. In Deutschland ist er überall in Weihern, Teichen und Gräben anzutreffen, in jedem Staat und jeder Provinz. Er wohnt in der Ebene sowohl als im Hochmoor und Hügelland, und auch auf unserem Mittelgebirge und im Hochgebirge ist er heimisch. Z. B. fing man ihn im Harz auf dem Gipfel des Brocken, und in den Alpen kommt er in Höhen bis über 2600 m vor. Man hat sogar versucht, den Frosch der Alpen als eine besondere Art (R. alpestris Schinz) anzusehen, aber mehrfache Untersuchungen haben dieses als unhaltbar erwiesen (Zschokke). Allerdings gehören die in den Alpen lebenden Frösche alle der var. obtusirostris von Fatio an, während die var. acutirostris auf die Ebene beschränkt bleibt.

Da an so verschiedenen Orten das Klima und die Witterung eine ganz

verschiedene ist, so ist auch die Zeit, zu welcher sich der Grasfrosch aus seinem Winterquartier herausbegibt, um dann sofort mit dem Laichgeschäft zu beginnen, überall eine andere. Bei uns in Mitteldeutschland und in der norddeutschen Tiefebene findet die Paarung gewöhnlich im März statt, im wärmeren Rhein- und Maintal hat man sie schon in der letzten Hälfte des Februar beobachtet. Im Gebirge fällt sie dagegen viel später. Der Grasfrosch beginnt von allen unsern Fröschen am frühesten mit der Paarung, und man hat öfters die sich umklammernden Paare zwischen den Eisschollen der eben erst aufgetauten Gewässer schwimmen sehen. Die Männchen lassen um diese Zeit ihre Stimme laut erschallen, nachher aber verstummen sie und schweigen den ganzen Sommer über. Die Weibchen setzen in einer Stunde 600—1000 oder mehrere Tausend Eier ab, welche die Männchen in der geschilderten Weise befruchten. Das Eiplasma hat einen Durchmesser von durchschnittlich 1,94 mm, die Gallerthülle einen solchen von 10 mm. Die einzelnen Laichklumpen, welche zunächst auf den Boden des Gewässers fallen, werden dort durch das Quellen der Gallerte sehr groß, indem sie Durchmesser von 15—25 cm erreichen. Nach wenigen Tagen steigen sie in die Höhe infolge von Gasblasen, die sich unter sie gesetzt haben. Die wärmenden Strahlen der Sonne, welche von dem sehr dunklen Pigment der oberen Eipole absorbiert werden, bringen die Embryonen zur Entwicklung, und nach 21—23 Tagen verlassen kleine 6—8 mm lange Larven die Eihüllen. Diese sind zunächst bläulich schwarz, werden nach einigen Wochen dunkelbraun, und schließlich hellt sich ihre Unterseite auf. Nach 2—$2^1/_2$ Monaten haben sie ihre größte Länge von 35—40 mm erreicht, um dann allmählich wieder kürzer zu werden und die Froschgestalt anzunehmen.

Im Juni oder Juli ist die Metamorphose beendet, und es verlassen dann oft ganze Scharen den bisherigen Aufenthaltsort, um sich über die Gegend zu verbreiten. Dieses massenhafte Auftreten von kleinen Fröschen hat Veranlassung zu der Fabel vom Froschregen gegeben. Die alten Frösche haben sich unterdessen schon gleich nach der Paarung, im März oder April aus dem Wasser begeben und auf Wiesen, Feldern, Äckern, im Wald, Park und Garten zerstreut. Manchmal trifft man sie sogar am Rande großer Städte in ziemlicher Entfernung von jeglichem Wasser. An allen diesen Orten gehen sie nun den Sommer über fleißig dem Nahrungserwerb nach, bis sie im Spätherbst wieder das Wasser aufsuchen, um in dessen Schlamm ihren etwa 4 Monate dauernden Winterschlaf zu halten. Die jungen Frösche werden nach 3 Jahren geschlechtsreif.

Da die Nahrung des Grasfrosches, der übrigens nicht so gut springt wie der Wasserfrosch, aus Insekten, Würmern, Asseln, Schnecken usw. besteht, ist er für den Menschen von Nutzen. Solche Fälle, wie der erwähnte, daß sich im Frühjahr Grasfroschmännchen auf Fische setzen und sie durch ihre Umklammerung töten, sind wohl nur selten.

Synonyma (n. Dürigen) Rana s. Rubeta gibbosa Gesner 1617. — Rubeta gibbosa Aldrov. 1663. — Rana temporaria Charlet 1677. — Rana fusca ter-

restris Rösel 1758. — R. muta Laurenti 1768. — R. atra Bonnet 1789. — R. temporaria Sturm 1797, Schneider 1800 etc., non Linné. — R. alpina Risso et Fitzinger 1826. — R. flaviventris Millet 1828. — R. cruenta Pallas 1831. — R. platyrrhinus Steenstrup 1846. — R. Dybowskii Günther 1876.

Rana arvalis Nilsson, der **Moorfrosch.** Er wurde von Steenstrup 1846 wegen seiner spitzen Kopfform als R. oxyrrhinus beschrieben im Gegensatz zu R. muta, den jener Autor R. platyrrhinus nannte. Der Moorfrosch ist der kleinste unserer echten Frösche. Er erreicht nur eine Länge von 4—5 cm. Seine Stirn ist schmal, die Augen also dicht beisammen. Durch sein spitzes Vorderende unterscheidet er sich sogar noch von der var. acutirostris des Grasfrosches, wie er ja überhaupt zierlicher, schlanker und kleiner als jener ist. Seine Schwimmhäute sind unvollkommen und reichen an der längsten Zehe höchstens bis zur Wurzel des vorletzten Gliedes, beim Männchen weiter als beim Weibchen. Der Fersenhöcker ist stark, hart, seitlich zusammengedrückt, schaufelförmig (wie beim Wasserfrosch), länger als die Hälfte der Innenzehe. Die Gelenkhöcker auf der Unterseite der Finger und Zehen sind schwach entwickelt. Die Gaumenzähne stehen weiter hinter den Choanen als beim Grasfrosch. Beide Gruppen bilden eirunde Inseln, deren Längsachsen nach hinten konvergieren. Sie bestehen aus je 3 größeren und einigen kleineren Zähnen. Die Daumenschwielen der Männchen sind einheitlich, ununterbrochen. Wie beim Grasfrosch sind auch hier bei den Männchen innere Schallblasen vorhanden. Die Farbe des Moorfrosches ist gelblich braun, rotbraun, beim Männchen oft graubraun. Die stark vorspringenden Drüsenwülste an den Seitenlinien des Rückens sind hell, weißgelb, und oft von dunklen Tüpfeln begleitet. Die eigentliche Rückenzone ist einheitlich gefärbt oder mit dunklen Flecken versehen. Oft läuft über sie ein breiter, heller, gelblicher oder bräunlicher ungefleckter Längsstreifen, welcher an den des Wasserfrosches erinnert. Dieses Band ist seitlich meist von schwarzen Rändern eingefaßt. Dabei findet sich bei den ungebänderten Individuen meist auf dem Nacken die uns vom Grasfrosch bekannte Vförmige Figur aus Drüsenwülsten, während diese bei den mit Rückgratstreifen versehenen Tieren fehlt. Der Schläfenfleck ist sehr dunkel und scharf gegen die Umgebung abgesetzt, zieht sich auch über das Trommelfell hin und bleibt selbst im Alter deutlich sichtbar. Auf der Oberseite der Männchen erscheint in der Brunstzeit der bekannte „blaue Reif". Die Weibchen zeigen in dieser Zeit die gleiche Beperlung wie die des Grasfrosches. Die Unterseite des Moorfrosches ist ungefleckt, weiß oder gelblich weiß.

Fig. 88.

Hand des männlichen Moorfrosches (n. Leydig).

Zu diesen äußeren Abweichungen vom Grasfrosch kommen aber noch eine Reihe innerer, anatomischer Unterschiede. So fehlt dem Moorfrosch das Tarsale I. Der Kamm seiner Darmbeine ist höher und schärfer als beim Grasfrosch und ähnelt mehr dem des Wasserfrosches. Auch die Hoden des Moorfrosches sind ähnlich wie die von R. esculenta ohne Pigment und des-

halb rein gelb, während sie beim Grasfrosch schwärzlich gelb aussehen infolge des dort vorhandenen Pigments. Daß die Samenblase bei R. arvalis klein ist und in der Mitte des Harnleiters liegt, wogegen sie bei R. muta groß ist und gleich hinter den Nieren beginnt, wurde schon erwähnt. Am deutlichsten aber prägt sich der Unterschied zwischen beiden Arten in der Gestalt der Spermatozoen aus. (Vgl. Fig. 49, S. 80). Die des Moorfrosches haben kurze, vorn stumpfe Köpfe, die des Grasfrosches dagegen schlanke, lange und spitze. Von allen Artcharakteren ist dieser der sicherste.

Die mit einem hellen Rückgratstreifen versehene Form, die eigentlich typische des Moorfrosches, ist von Koch als var. striata beschrieben worden. Davon ist zu trennen eine var. maculata (fusca) (= gefleckte), welche in ihrer Zeichnung und Färbung dem Grasfrosch näher steht. Sie trägt denn auch jene V förmige Figur im Nacken.

Die Verbreitung des Moorfrosches ist noch sehr ungenau bekannt. Im allgemeinen ist er ein Bewohner der nordeuropäischen Tiefebene, wo er mit dem Seefrosch vergesellschaftet vorkommt. Nie steigt er in so große Höhen wie der Grasfrosch. In Nord- und Mitteldeutschland ist er an vielen Stellen gefunden worden. Nach Dürigen bewohnt er da „die sumpfigen Niederungen des Schwemmlandes, moorige, tonige, von Gräben und Wasseransammlungen unterbrochene Wiesen, torfige Bruchstrecken und Haiden, Schilfteiche, feuchte Gründe." Nur selten trifft man ihn auf offenem, bebautem Land oder trockenen Wiesen. Er hält sich mehr am und im Wasser auf, so daß er also in seinem Verhalten ebenso wie in seiner Morphologie zwischen dem Wasser- und dem Grasfrosch gerade die Mitte einnimmt. Er ist aber doch typischer Landfrosch. Er springt z. B. besser als der Grasfrosch und ist auch sonst behender und regsamer als dieser. Allerdings halten sich die Männchen mehr im Wasser auf als die Weibchen, wie sie ja auch bessere Schwimmhäute haben als diese.

Die Laichzeit des Moorfrosches soll etwa 14 Tage später fallen als die des Grasfrosches. Es liegen aber noch zu wenig Untersuchungen hierüber vor, als daß sich schon ein abschließendes Urteil gewinnen ließe. Es scheint nicht unmöglich, daß beide Lurche zu gleicher Zeit ihre Eier absetzen. Der Laich wird wie bei R. muta in Klumpen abgelegt. Die einzelnen Eier sind in allen ihren Verhältnissen etwa $^1/_3$ kleiner als die des Grasfrosches, sodaß auch ihre pigmentierte Seite nicht so groß ist als bei diesen. Dementsprechend schlüpfen auch kleinere Larven aus ihnen. Die größte Länge der Larven wird auf 32 mm angegeben. Auf diesem Stadium sind die Hinterbeine und der Schwanz relativ länger als bei den Larven des Grasfrosches. Die ans Land steigenden jungen Fröschchen sind etwa 12mm lang. Auch sie werden erst nach 3 Jahren geschlechtsreif.

Der Winterschlaf des Moorfrosches beginnt im November und dauert bis Februar oder März. Wahrscheinlich überwintern die Weibchen auf dem Lande, wo sie sich in Höhlen und unter Steinen oder Reisig verbergen. Die Männchen dagegen vergraben sich im Schlamm, wie wir es bei den bisher besprochenen Froscharten auch fanden.

Synonyma (n. Dürigen) Rana temporaria Linné 1761. — R. arvalis Nilsson 1842. — R. oxyrrhinus Steenstrup 1846.

Rana agilis Thomas (agilis = beweglich), der **Springfrosch.** Er ist unser elegantester Frosch. Seine durchschnittliche Länge beträgt 5,5—7 cm. Die Stirn ist schmal, die Augen also nahe beieinander. Das Trommelfell ist sehr groß, sein Durchmesser erreicht beinahe den des Auges. Der Rumpf ist sehr schlank und gestreckt. Die Schnauze ist lang und zugespitzt. Auffallend lang sind die Hinterbeine. Wenn man sie nach vorn umlegt, überragen sie mit dem Fersengelenk die Schnauzenspitze oft um 1 cm. Im Nacken findet sich auch bei ihm oft jene Vförmige Figur aus Drüsenleisten. Die Gruppen der Gaumenzähne bilden rundliche Höcker, die in Höhe der Choanen liegen und nicht zu stark nach hinten konvergieren. Die Gelenkhöcker auf der Unterseite der Finger und Zehen springen sehr stark knopfartig hervor. Die Schwimmhäute sind unvollkommen. Der Fersenhöcker ist stark und hart und bildet einen länglichen Wulst. Die Weibchen sind länger als die Männchen. Da diesen die Schallblasen fehlen, und auch die einheitlichen Daumenschwielen nur schwach entwickelt sind, so lassen sich die Geschlechter schwer unterscheiden. Meist sind die Männchen lebhafter gefärbt. Die Färbung des Springfrosches ist zart und licht. Er repräsentiert die hellste Art unter unsern braunen Fröschen. Die Grundfarbe der Oberseite ist rötlich, hell bräunlichgelb, hellgrau, an den Flecken oft mit einer grünlichen Beimischung. Die Unterseite ist weiß, gelblichweiß und vor allem ungefleckt. Der Ohrfleck, welcher auch über das Trommelfell hinzieht, ist tief dunkelbraun.

Fig. 89.

Hand des männlichen Springfrosches (n. Leydig).

Von innern Eigentümlichkeiten sei hier an die Lage der Samenblasen erinnert, welche der beim Moorfrosch ähnlich ist; die Vesiculae seminales sind also etwas entfernt von den Nieren. Die Spermatozoen dagegen unterscheiden sich kaum von denen des Grasfrosches. Sie sind etwas schlanker und feiner.

Der Springfrosch, der wahrscheinlich von Süden her bei uns eingewandert ist, wurde seither in Deutschland nur an wenigen Orten gefunden. So bei Straßburg, Würzburg und Traunstein. Er lebt in der Ebene und am Fuße der Gebirge. Dort findet man ihn auf Wiesen, Graslehnen und in feuchten Wäldern. Auch bei dieser Art hat das weibliche Geschlecht eine größere Vorliebe für den Landaufenthalt. Während der Springfrosch kein besonders guter Schwimmer ist, sind die Leistungen, die er uns in seinen Sprüngen vorführt, umso erstaunlicher. Sätze von $1^1/_2$—2 m Weite und $^2/_3$ m Höhe sind nichts seltenes. Seine Stimme ist sehr schwach, da ja dem Männchen die Resonatoren in Gestalt der Schallblasen fehlen. Sie ertönt auch nur zur Paarungszeit.

Das Laichgeschäft findet je nach Witterung und Klima des betreffenden Wohngebietes zu verschiedener Zeit statt. Aus manchen Gegenden, so aus der Umgebung von Turin, wird von einer Paarung Ende des Februar

berichtet, in anderen Örtlichkeiten hat man den Springfrosch erst im März oder Anfang April laichen sehen. Die Weibchen begeben sich später ins Wasser als die Männchen, welche sie dort bereits erwarten. Die auf dem Boden der Gewässer sich entwickelnden Eier werden in Klumpen abgelegt. Sie sind zahlreicher, aber kleiner als beim Grasfrosch. Auch unterscheiden sie sich dadurch von jenen, daß bei ihnen die pigmentierte Oberseite noch dunkler, die helle Unterseite aber noch weißer ist als die entsprechenden Teile bei jenen, wodurch der Kontrast zwischen animalem und vegetativem Pole bedeutend schärfer hervortritt. Auch die Gallerte der Eihüllen ist weniger konsistent als beim Grasfrosch.

Am 6. Tage nach der Geburt besitzen die Larven keine äußeren Kiemen mehr. Ihre Länge beträgt am 8. Tage 12 mm. Im Laufe ihrer Entwicklung werden sie 45—50 mm lang. Die Metamorphose ist in 10—12 Wochen vollendet. Die zuerst nur 15 mm langen Jungfrösche sind dunkler gefärbt als die alten.

Im Oktober begeben sich die Springfrösche ins Winterquartier. Auch bei ihnen verbleiben die Weibchen auf dem Lande, wo sie sich unter Moospolstern, Erdschollen, Wurzeln, Steinen, Blätterhaufen u. s. w. verstecken. Die Männchen dagegen vergraben sich im Schlamm der Gewässer. Im Sommer entfernen sie sich nie allzuweit von ihrem Tümpel, wenn sie auch immer außerhalb desselben bleiben. Die Weibchen zerstreuen sich viel mehr über das ganze Wohngebiet.

Synonyma (n. Dürigen) Rana temporaria Millet 1828. — R. agilis Thomas 1855. — R. gracilis Fatio 1862.

Die Hyliden oder Baumfrösche sind bei uns nur durch den Laubfrosch vertreten.

Hyla arborea Linné, der Laubfrosch hat nach Dürigen folgende Art-Kennzeichen:

„Länge etwa 4 cm; Rücken gewölbt; Schnauze abgerundet; Trommelfell halb so groß wie das Auge; die beiden Gaumenzahn-Gruppen zwischen den inneren Nasenlöchern stehend; Zunge ziemlich kreisförmig, hinten ausgerandet und fast bis zur Hälfte frei; zwischen den Fingern nur eine ganz kurze Spannhaut, Zehen der Hinterbeine zu Zweidrittel ihrer Länge durch Schwimmhäute verbunden; Haftscheiben fast so groß als das Trommelfell. Farbe oben blattgrün, unten gelblichweiß, an jeder Seite gewöhnlich ein schwarzer Längsstreif."

Das Männchen besitzt einen großen unpaaren dunklen Kehlsack, der die Schallblasen der Raniden ersetzt. Eine Daumenschwiele fehlt ihm. Der Fersenhöcker ist wenig ausgebildet. Man kann den Laubfrosch auf den ersten Blick als solchen erkennen an den tellerförmigen großen Haftscheiben, welche sich an den Enden aller Finger und Zehen befinden. Die Haut der Oberseite ist glatt, die der Unterseite gekörnelt durch reichliche Drüsen, mit deren Hilfe sich das Tier am Blattwerk festkleben kann. Der Laubfrosch ist unser kleinster Frosch. Er erreicht nur eine Länge von 35—40 mm; im Süden wird er manchmal 50 mm lang.

Die Farbe der Oberseite des Laubfrosches ist ein freudiges, lebhaftes Blattgrün, das ihm ermöglicht, sich völlig in dem Laub der Büsche und Bäume zu verstecken. Die Unterseite ist gelblich weiß. Beim erwachsenen Männchen wird dieser helle Ton aber an der Kehle durch schwärzliche, olivenfarbene oder schwarzbraune Töne ersetzt. Auf der Grenze zwischen Ober- und Unterseite verläuft von dem Nasenloch über das Auge und Trommelfell ein schwärzlicher Streifen nach den Hinterbeinen.

Während schon bei unsern andern Fröschen ein Farbenwechsel auf Grund des Spieles der Chromatophoren beobachtet werden kann, erreicht diese Fähigkeit bei dem Laubfrosch ihre höchste Ausbildung. Er ist denn auch wegen dieser Eigenschaft häufig zum Gegenstand von Untersuchungen gemacht worden, die wir im physiologischen Teil bereits kennen lernten. Die Zeit der Häutung, der Paarung, die Witterung, die Art und der Grad der Beleuchtung, die Farbe und Beschaffenheit des umgebenden Mediums, der Gesundheitszustand, jede Erregung des Nervenlebens macht sich in einer größeren oder geringeren Veränderung der Färbung bemerkbar. Besonders bei Mangel an Licht erscheint der Laubfrosch mißfarbig dunkel, während er sich lebhaft grün färbt, wenn man ihn zwischen frischgrüne Pflanzen setzt. Oft ist beobachtet worden, daß bei plötzlichem Erschrecken graue, blaue oder schwarze Töne in seiner Haut auftraten. Daß dieser Farbenwechsel ein mechanischer, vom Willen unabhängiger Vorgang ist, der vor allem durch Lichtreize, aber auch durch bloße Berührungsreize ausgelöst wird, haben wir uns klar gemacht.

In andern Gegenden kommen ständige Färbungsvariationen des Laubfrosches vor, bei uns aber nur die typische Stammform. Wir finden den Laubfrosch in Deutschland überall in der Ebene, im Hügel- und Bergland. In unsern Alpen steigt er für gewöhnlich kaum bis zu 1200 m. Dagegen fehlt er im eigentlichen Hochgebirge, wenn er auch in einzelnen Fällen einmal noch weit über der angegebenen Höhe gefunden wurde. So traf Zschokke (1907) hoch oben über dem Lünersee, an der felsigen Flanke der gletschergekrönten Scesaplana bei 2100 m noch den Laubfrosch an. Im Sommer klettert er munter im Laube der Bäume und Sträucher, in Röhricht oder Gras, im Getreide oder in den Kohlstauden unserer Wiesen, Auen, Felder herum, wenn nur etwas Wasser in der Nähe ist. Am Ufer der Sümpfe und an Waldrändern ist er auch zu treffen. Bei ungünstigem Wetter, bei rauhem Wind verbirgt er sich unter Steinen, in Mauerlücken oder hohlen Bäumen. Nur ausnahmsweise geht er zu dieser Jahreszeit ins Wasser selbst. Beim Nahen eines Feindes hält er sich ganz ruhig an ein Blatt angeschmiegt, wobei er wegen seiner trefflichen Farbenanpassung leicht dem Verfolger entgeht. Erst beim Hereinbrechen der Dunkelheit wird er beweglich und jagt emsig allem möglichen Getier, vor allem Insekten nach. Nicht nur zur Laichzeit, sondern auch sonst läßt das Laubfroschmännchen seine Stimme ertönen, doch nicht wie der Wasserfrosch aus dem Wasser, sondern von seinem hohen Sitz im Geäst und Blattwerk in der freien Luft. So schreit und quakt er denn auch im engen Glas, besonders wenn er seine Stimme nachahmen hört.

Das Laichen findet gewöhnlich im Mai statt. Die Weibchen gehen 6 bis 7 Tage nach den Männchen ins Wasser, wo diese bereits ein lautes Konzert angestimmt haben. Nach einer meist mehrtägigen Umklammerung von Seiten der Männchen setzen die Weibchen ihre Eier gewöhnlich des Nachts in unregelmäßigen Klumpen ab, die dann zu Boden sinken. Der Durchmesser der schwefelgelben oder gelblichweißen Eidotter beträgt 1—1,5mm, der der Gallerthüllen etwa 5 mm. Nur ganz oben am animalen Pol befindet sich etwas bräunliches Pigment, sodaß man die Laubfroscheier leicht von denen der andern Frösche unterscheiden kann.

Nach 10—14 Tagen schlüpfen die Larven aus den Eihüllen. Sie sind dann etwa 5 mm lang, besitzen einen langen Schwanz und sind stark gelb gefärbt. Die Kiemen fehlen ihnen noch. Mit 42—43 mm haben die Larven ihre größte Länge erreicht. Nach etwa 12 Wochen brechen die Arme durch, und die Tiere nehmen allmählich die Farbe des Frosches an, bis nach 3 Monaten die Metamorphose vollendet ist. Im August steigen die Jungfrösche ans Land, bleiben aber zunächst noch in der Nähe des Wassers. Sie sind dann 13—18 mm lang und leuchten an den Seiten goldfarben. Ihre Unterseite ist fleischfarben, gelblich oder grau überflogen. Nach der ersten Überwinterung messen sie 24—25 mm; nach 3 Jahren werden sie zum ersten Male geschlechtsreif, in welchem Alter sie dann auch im großen und ganzen ausgewachsen sind. Daß ein im Zimmer aus der Larve gezogener Laubfrosch ein Alter von $10^1/_4$ Jahren erreichte, wurde schon gesagt.

Die alten Laubfrösche bleiben nach Beendigung des Laichens noch einige Wochen in der Nähe des Wassers, in welches sie an warmen Abenden sogar hineinsteigen, um sich als gar nicht üble Schwimmer zu zeigen.

Ende September wird das Winterversteck aufgesucht in hohlen Bäumen, Mauerspalten, Erdlöchern, unter Steinen, Laubanhäufungen, manchmal auch im Schlamm. Bis April oder Mai, manchmal auch nur bis in den März dauert der Winterschlaf, aus dem die Männchen früher hervorkommen als die Weibchen.

Synonyma (n. Dürigen) Rana arborea Schwenkfeld 1605, Linné 1761. — Ranunculus viridis Gesner 1617. — Rana viridis Linné 1746. — Rana Hyla Linné 1758. — Hyla arborea Linné 1766. — Hyla viridis Laurenti 1768. — Calamita arboreus Schneider 1799. — Hyas arborea Wagler 1830. — Raganella arborea (Hyla viridis) Bonap. [Icon]. — Dendrohyas arborea Tschudi 1839. — Dendrohyas viridis Fitzinger 1843. —

Bestimmungstabelle unserer einheimischen Ranidae

(n. Dürigen).

A. Rücken grün oder grünlich; Oberschenkel bezw. Hinterbacken stets schwarz und hell (gelblich) marmoriert; kein oder ein ganz undeutlicher dunkler Ohrfleck; Männchen mit zwei äußeren Schallblasen.

Grüne Frösche.

Zehen mit vollkommenen, d. h. die Spitze der längsten Zehe mit den andern Zehen bis zur Spitze verbindenden Schwimmhäuten;

die beiden Gruppen der Gaumenzähne zwischen den inneren Nasenlöchern stehend. R. esculenta.

B. Rücken braun, grau- oder gelbbraun; Hinterbacken nie dunkler marmoriert, nur mit braunen Querbinden; ein gut ausgesprochener schwarzer oder schwarzbrauner Ohrfleck; Männchen nur mit inneren oder ohne alle Schallblasen; Gaumenzähne hinter der Linie der inneren Nasenlöcher stehend; Schwimmhäute unvollkommener.

Braune Frösche.

a) Hinterbein nach vorn gelegt mit dem Fersengelenk (unteres Gelenk des Unterschenkels) die Schnauzenspitze entschieden überragend; an der Wurzel der längsten Zehe ein kleiner warzenartiger Höcker; Fersenhöcker (6. Zehe) groß, stark hervortretend, hart, seitlich zusammengedrückt; Gelenkhöcker auf der Unterseite der Finger und Zehen sehr stark knopfartig vorspringend; Schnauze lang und spitz; Bauch ungefleckt. R. agilis.

b) Hinterbein nach vorn gelegt, mit dem Fersengelenk die Schnauzenspitze nicht oder kaum erreichend; an der Wurzel der längsten Zehe kein warzenartiger Höcker vorhanden; Gelenkhöcker auf der Unterseite der Finger und Zehen schwach entwickelt:

Fersenhöcker (6. Zehe) schwach, weich, kurz, einen länglichrunden, stumpfen Wulst bildend; Schnauze kurz, stumpf; Bauch grau, rot oder gelblich gefleckt. R. muta.

Fersenhöcker (6. Zehe) stark, hart, seitlich zusammengedrückt, schaufelförmig (wie bei escul.); Schnauze zugespitzt, Oberlippe vorgezogen; Bauch ungefleckt. R. arvalis.

Nachdem wir nun die einzelnen Arten unserer Frösche kennen gelernt haben und in ihnen zugleich Vertreter der Gattung Rana und Hyla sahen, wollen wir jetzt anhangsweise einen kurzen Überblick über die nächsten Verwandten der Frösche geben, soweit sie in unserem Vaterlande heimisch sind. Unsere echten Frösche bilden zusammen mit zahlreichen fremdländischen Arten die Familie der Ranidae. Eine andere solche Familie sind die überaus artenreichen Hylidae, die bei uns nur durch den Laubfrosch vertreten werden. Diese letztere Familie zeigt sich eng verwandt mit mehreren anderen Familien, deren Gattungen und Arten ebenfalls auf unsern Fluren und in unseren Wäldern angetroffen werden. Das sind die Discoglossidae oder Scheibenzüngler, die Pelobatidae oder Krötenfrösche und die Bufonidae oder Kröten.

Die Vertreter dieser letzten drei Familien haben mit den Hyliden das gemeinsam, daß die Anordnung ihres Schultergürtels sich wesentlich von der unterscheidet, die wir im anatomischen Teil bei den echten Fröschen kennen gelernt haben. Es ist nämlich der Schultergürtel bei ihnen in zwei nur durch Bindegewebe miteinander in Verbindung stehende annähernd symmetrische Hälften geteilt. Die hier bogenförmigen Epicoracoidknorpelspangen jeder Seite, welche das Coracoid und das Procoracoid median verbinden, stoßen nicht wie bei den Ranidae in der Mitte zusammen, sondern es überlagert die eine von beiden die andere. Man faßt deshalb alle diese Familien unter dem Namen Arcifera (= Bogenträger) „Schiebebrüste“ in eine Gruppe zusammen, und stellt dieser die Frösche mit den festverwachsenen Schultergürtelhälften als Firmisternia = „Starrbrüste“ gegenüber.

Folgende Tabelle aus Dürigen gibt einen kurzen Anhalt über die Hauptkennzeichen und die unterscheidenden Merkmale der bei uns heimischen Familien der Starrbrüste und der Schiebebrüste:

Ordnung: Froschlurche, Anura

- Brustkorb unbeweglich, starr; Fortsätze d. Kreuzbeinwirbels stabf. nicht verbreitert: Firmisternia.
  - Gestalt schlank, gestreckt; Haut glatt, nur stellenweise warzig; Hinterbeine bedeutend länger als die vorderen; Zehen gewöhnlich (spitz); Pupille rundlich (queroval); Zunge länglich, vorn angeheftet, hinten frei und tief ausgeschnitten; Ohrdrüsenwulst fehlend; Trommelfell deutlich: Oberkiefer- und Gaumenzähne vorhanden; Wirbel vorn ausgehöhlt; Rippen völlig fehlend. Frösche, Ranidae.
- Brustkorb seitlich verschiebbar; Fortsätze d. Kreuzbeinwirbels außen verbreitert: Arcifera.
  - Wirbel hinten ausgehöhlt; rudimentäre Rippen vorhanden; Zunge rundlich (scheibenf.), nicht ausgeschnitten, mit der Unterfläche ganz oder fast ganz an dem Boden der Mundhöhle angeheftet.
    - Tracht krötenartig; Haut warzig; Hinterbeine wenig verlängert; Zehen gewöhnlich; Pupille senkrecht; Oberkiefer- und Gaumenzähne vorhanden (Ohrdrüsen und Trommelfell nach den Gattungen verschieden). Scheibenzüngler, Discoglossidae.
    - Tracht mehr frosch- als krötenartig; Haut glatt, zart spiegelnd; Hinterbeine verlängert; Zehen gewöhnlich; Pupille senkrecht; Zunge rundlich, hinten kaum ausgeschnitten; Ohrdrüsen fehlend, Trommelfell verborgen; Oberkiefer- u. Gaumenzähne vorhanden. Krötenfrösche, Pelobatidae.
  - Wirbel vorn ausgehöhlt; Rippen vollständig fehlend; Zunge hinten frei.
    - Tracht froschartig; Haut nur am Rücken glatt; Hinterbeine sehr verlängert; Zehen an der Spitze mit scheibenf. Haftballen; Pupille rundlich, quer erweitert; Ohrdrüsen fehlend; Oberkiefer- und Gaumenzähne vorhanden. Baumfrösche, Hylidae.
    - Tracht gedrungen, plump; Haut infolge Warzen und Hornhöcker rauh; Beine fast gleichlang, dick; Zehen gewöhnlich; Pupille queroval; Zunge länglich, hinten nicht ausgeschnitten; Ohrdrüsen und Trommelfell deutlich; vollständig zahnlos. Kröten, Bufonidae.

Wir müssen uns hier damit begnügen, nur die Namen der einzelnen Arten jener drei erwähnten Familien der „Schiebebrüste“ anzuführen.

a) Discoglossidae, Scheibenzüngler:
Bombinator pachybus Bonap. Die gelbbauchige } Wasserunke.
„ bombinus L. (igneus Laur.) die rotbauchige }
Alytes obstetricans Wagl. Die Geburtshelferkröte, der Feßler.

b) Pelobatidae, Froschkröten:
Pelobates fuscus Laur. Die Landunke, Knoblauchskröte.

c) Bufonidae, Kröten;
Bufo vulgaris Laur. Die graue Kröte, die Erdkröte.
„ viridis Laur. Die grüne Kröte, die Wechselkröte.
„ calamita Laur. Die Kreuzkröte.

Im System vereinigt man nun alle bisher genannten 5 Familien mit noch einigen anderen, von denen sich bei uns keine Arten vorfinden, zur Unterordnung der Phanerglossa oder Froschlurche mit Zunge, welche zusammen mit der wenige ausländische Arten enthaltenden Unterordnung der Aglossa oder Zungenlosen die große Ordnung der Anura = schwanzlosen Lurche bildet.

Diese Ordnung der Anura ist eine Unterabteilung der (Wirbeltier-)Klasse der Amphibia oder Lurche überhaupt. Zu den Amphibia gehören nur noch zwei andere Ordnungen, nämlich die der Gymnophiona oder Blindwühlen, Schleichenlurche, und die der Urodela (Caudata) oder Schwanzlurche.

E. Die geographische Verbreitung unserer Frösche.

Nachdem in dem vorigen Abschnitt die Wohnbezirke unserer Frösche in bezug auf unser deutsches Land angedeutet wurden, sollen jetzt noch einige wenige Bemerkungen über die Verbreitung dieser Arten überhaupt gemacht werden.

Rana esculenta hat ein sehr großes Verbreitungsgebiet. Es reicht von 30° n. Br. bis zu 58 oder 60° n. Br. in nordsüdlicher Ausdehnung, und in west-östlicher vom Atlantischen bis zum Stillen Ocean. Wir finden somit den Wasserfrosch in Afrika, Europa und Asien. In Afrika ist er in Marrokko, Algier, Tunis und Ägypten heimisch. Von da erstreckt sich sein Wohngebiet über das ganze südliche und mittlere Europa, wo es bis an die westlichste Grenze des Kontinents, den Atlantischen Ocean, reicht. In Portugal ist er noch anzutreffen, und ebenso in Frankreich und Großbritannien. Dagegen fehlt er in Irland. Nach Großbritannien wurde er durch den Menschen gebracht, und zwar wahrscheinlich durch Mönche, die ihn wegen seiner schmackhaften Keulen aus Italien einführten. Ebenso wurde er jedenfalls auf den Azoren, Madeira, Teneriffa importiert, wo er sich jetzt überall angesiedelt und verbreitet hat. Im Norden reicht das Gebiet des Wasserfrosches bis Dänemark, Südschweden, in die russischen Ostseeprovinzen. Im Osten erstreckt es sich bis an die Küsten des gelben Meeres, und sogar in Japan ist unser Wasserfrosch nicht fremd.

Daß er die Ebene und das Hügelland vor hohen Gebirgen bevorzugt, wurde bereits gesagt. Niemals wohnt er im echten Hochgebirge, und in

1000 m Höhe ist er schon selten. Die „Seefrosch" genannte Varietät des Wasserfrosches lebt nur in der Tiefebene des mittleren und östlichen Europas, wo ihr der Rhein etwa die Westgrenze darstellt.

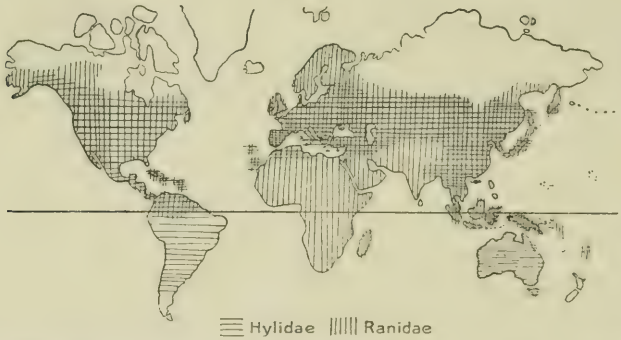
Rana muta kommt nicht so weit im Süden vor, als die vorige Art, ist dafür aber noch viel nördlicher anzutreffen, denn sogar in der Nähe des Nordkaps, auf der Insel Magerö, wohnen noch echte Grasfrösche. Die Ost- und Westgrenzen decken sich mit denen, die wir beim Wasserfrosch fanden. Da die Rana muta ein kälteres Klima vertragen kann als jener, so gibt es bei uns in Deutschland keine Gegend, in der sie nicht zu finden wäre. Sogar im Hochgebirge gibt es noch auf 2600 m Höhe Grasfrösche. Die ost-westliche Ausdehnung umfaßt das Gebiet zwischen dem 9. und 160. Grad östlich von Ferro, und die nord-südliche die Länder zwischen dem 70. und 42. Grad n. Br.

Rana arvalis ist in seinem Vorkommen noch zu wenig bekannt, als daß sich schon Genaueres über die Grenzen seines Wohngebietes sagen ließe. Nach den bis jetzt vorliegenden Befunden kann man angeben, daß seine nord-südliche Ausdehnung etwa zwischen dem 70. Grad n. Br. und dem $47^1/_2$. oder $46^1/_2$. Grad n. Br. liegt; doch sind Moorfrösche im Osten aus den Kaukasusländern, Nordpersien und dem süd-östlichen Kleinasien bekannt, woraus sich dort eine südliche Erweiterung ihres Gebietes bis zum 38.Grad n. Br. ergibt. Im allgemeinen ist er aber doch als eine nördliche Art zu bezeichnen. Die Westgrenze liegt für den Moorfrosch wie die des Seefrosches am Rhein, im Elsaß, Holland, also etwa auf dem 24. oder 25. Grad östlich von Ferro; im Osten dagegen erstreckt er sich bis Westsibirien, also ungefähr bis zum 110.—115. Grad östlich von Ferro. Der Moorfrosch wird nie in so großer Höhe gefunden wie der Grasfrosch (er steigt höchstens bis zu 700 m), sondern er ist ähnlich wie der Seefrosch ein Bewohner der Ebene. In der nordeuropäischen Tiefebene vom Niederrhein bis zur Wolga und Kama sowohl, als auch jenseits des Uralgebirges in dem sibirischen Flachland ist er zu Hause.

Rana agilis ist eine südliche Art, deren enges Wohngebiet auf unsern europäischen Erdteil allein beschränkt zu sein scheint. Seine nördlichste Grenze verläuft durch Nordfrankreich, Mitteldeutschland, Böhmen, Ungarn und die Gegend am Kaukasus. In Frankreich kommt er am häufigsten vor, sodann in der Schweiz und in Italien, wo er bis nach Sizilien reicht. Im Osten hat man ihn in Bosnien, Albanien, Griechenland, im westlichen und östlichen Transkaukasien, am schwarzen Meer, am Kaspi-See gefunden. In Deutschland kennt man den Springfrosch bis jetzt nur aus der Gegend von Straßburg, Würzburg und Traunstein in Oberbayern. Die nord- und südliche Ausdehnung seines Wohngebietes liegt zwischen dem 48. und 50. Grad n. Br. und dem 37.—38. Grad n. Br. In Rußland bildet schon der 45. Grad die Nordgrenze. Derselbe Breitegrad stellt in Frankreich die Südgrenze dar. Die west-östliche Ausdehnung liegt zwischen dem 13. oder 14. und dem 62. Grad östlich von Ferro. Der Springfrosch lebt ähnlich wie der Moorfrosch mehr in der Ebene und kommt niemals hoch im Gebirge vor.

Hyla arborea hat wieder ein sehr weites Gebiet, ähnlich wie der Wasserfrosch. In nordsüdlicher Richtung finden wir ihn vom 58.—28. Grad n. Br., in westöstlicher vom 9.—160. Grad östlich von Ferro. Es gehören also Europa, mit Ausnahme seiner nördlichen Teile und Inseln wie Irland, Großbritannien, Norwegen, Nordschweden und das nördliche Rußland, sodann die ans Mittelmeer stoßenden Länder von Afrika, die Mittelmeer-Inseln, Madeira, die Kanaren, Vorder- und Mittelasien und Japan zum Wohngebiet des Laubfrosches. Wenn diese Art auch in unsern Alpen bis 1200 m, in Tirol bis 1500 m hoch gefunden wird, so bewohnt sie doch lieber die Ebene und die kleineren Bodenerhebungen und fehlt auf den rauhen Kämmen unserer Gebirge.

Fig. 90.



Geographische Verbreitung der Raniden und Hyliden (n. Gadow).

Wenn sich somit unsere deutschen Frösche über ein ungeheuer großes Wohngebiet ausgebreitet finden, so sehen wir doch, daß sie in dem weitaus größten Teile von Afrika, in Australien, in Nord- und Süd-Amerika völlig fehlen. Ein ganz anderes Bild jedoch bekommen wir, wenn wir die näheren Verwandten unserer Froscharten mit in Betracht ziehen. Rana palustris und R. silvatica sind ebenso wie R. virescens sehr nahe Verwandte unserer echten Frösche aus Nord-Amerika. Dort lebt z. B. auch der zu den Raniden gehörige große Ochsenfrosch oder Brüllfrosch (Rana catesbyana Shaw); ferner haust ein ebenfalls echter Ranide, welcher nach Laubfroschart klettert und vermöge seiner großen Schwimmhäute, die er dabei segelartig ausbreitet, sich durch die Luft gleiten lassen kann, Rhacophorus Reinwardti Wagl., auf den Sunda-Inseln. Rhinoderma Darwinii D. B., eine ebenfalls zu den Starrbrustfröschen gehörige Art, die dadurch merkwürdig ist, daß bei ihr das Männchen die vom Weibchen abgelegten Eier in einem geräumigen Kehlsack bis zur Entwicklung der Jungen bei sich trägt, wohnt in Chile. Wenn wir die Schiebebrustfrösche betrachten, so finden wir zwar die bei uns einheimischen im vorigen Abschnitt aufgezählten etwa über die

gleichen Gebiete verbreitet wie unsere Raniden; eine sehr große Zahl ihrer Verwandten aber lebt in den Tropen, also weit südlicher, und beschränkt sich nicht nur auf Afrika, sondern bevölkert auch die andern tropischen Länder und Nord-Amerika. Von der Gattung Hyla wohnen allein 75 Arten in Süd-Amerika.

F. Paläontologie und Phylogenie.

Nur wenige Reste von vorweltlichen Fröschen sind uns in Form von Versteinerungen überliefert worden. Angehörige der Gattung Rana sind bekannt aus dem oberen Eocän von Quercy, dem unteren Miocän von Weisenau bei Mainz, Luschitz in Böhmen, aus der Braunkohle des Siebengebirges und der Wetterau, aus dem oberen Miocän von Günzburg und Haslach und aus zahlreichen anderen Fundstellen, namentlich aus Höhlen.

Die Hyliden sind neuere Formen, die sich erst in jüngster Zeit entwickelt haben.

Die andern uns fossil erhaltenen Anuren stammen auch aus dem Tertiär und sind fast alle Angehörige heute noch lebender (rezenter) Arten. Im Oligocän und Miocän war eine Palaeobatrachus genannte Art häufig, die heute ausgestorben ist.

Die übrigen heute lebenden Amphibien, nämlich die Schwanzlurche und die Blindwühlen gehen selbst oder in nahe verwandten Formen zurück bis in die ersten Zeiten des Tertiär. Berühmt ist ein großer Schwanzlurch (Andrias Scheuchzeri) aus dem obermiocänen Süßwassermergel von Öningen, den sein Finder, Johann Jakob Scheuchzer, im Jahre 1726 in einer gelehrten Abhandlung für die Reste eines in der Sintflut umgekommenen Menschen hielt.

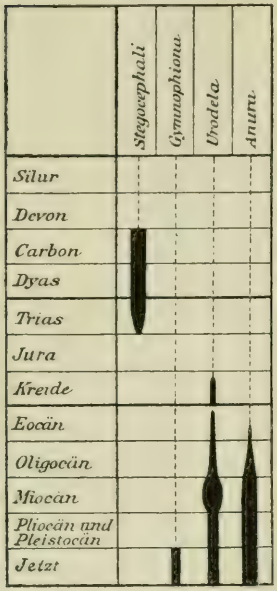
In den im Alter vor dem Tertiär kommenden Schichten hören die Amphibienreste ganz auf bis auf wenige Urodelen, die sich noch in die Kreide hinein verfolgen lassen. Es fehlt da jeder Zusammenhang mit früheren ähnlichen Wirbeltieren. Um so überraschender ist daher die Tatsache, daß aus dem Palaeozoikum, also der ältesten Periode der Erdgeschichte, aus der überhaupt Reste von Lebewesen bekannt sind, uns eine reiche Amphibienfauna überliefert ist.

In der Steinkohlenformation treten jene uralten Amphibien zuerst auf und bilden gleich eine ganze Anzahl von Gattungen und Arten, sodaß man schließen muß, daß sie schon eine lange Vergangenheit hindurch sich aus einfacheren Formen differenziert haben. Man faßt jene ältesten Amphibien in eine Ordnung, die Stegocephali, Panzer- oder Schuppenlurche, zusammen, die dann neben die übrigen drei Ordnungen gestellt wird. Diese Panzerlurche sind salamanderähnliche Tiere, die besonders durch ein Hautskelett aus verknöcherten Schuppen ausgezeichnet sind. Hauptsächlich ihre Bauchseite, oft aber auch ihr Rücken waren auf solche Weise gepanzert. Schon

bei diesen Stegocephalen war eine deutliche Clavicula vorhanden, bei der sich oft der dermale Ursprung noch nachweisen läßt. (Vgl. S. 14 u. 15). Die Tiere atmeten im Alter durch Lungen, in der Jugend aber vermittelst Kiemen, wie man an ihren versteinerten Larven feststellen konnte.

Durch das Perm hindurch erhalten sich die Stegocephalen bis in die Trias, wo sie ihre höchste Entwicklung erreichten. Aus dieser letzteren Epoche sind gewaltige Vertreter der Panzerlurche erhalten, so z. B. Mastodonsaurus, Capitosaurus usw., welche der damals weit verbreiteten Familie der Labyrinthodonta angehörten. Ihren Namen hat diese Familie nach dem Bau ihrer Zähne, welche, äußerlich kegelförmig, im Innern eine Pulpahöhle mit zahlreichen radiär angeordneten Aussackungen enthalten, zwischen denen vielfach gefaltete Cementleisten stehen. Schließlich seien hier noch die großen 5zehigen Fußspuren des Chirotheriums erwähnt, welche man im Buntsandstein von Thüringen und Franken fand, und deren hypothetische Erzeuger riesige salamanderähnliche Tiere gewesen sein müssen.

Übersichtstabelle der zeitlichen Verbreitung der Amphibien (n. Zittel).



Selbst wenn wir von der bis jetzt unausfüllbaren Lücke zwischen den jüngeren Amphibien und jenen alten Panzerlurchen absehen, so können wir diese trotzdem nicht als die Vorfahren der heutigen Lurche betrachten, so groß sind die anatomischen Unterschiede. Vielmehr müssen beide Gruppen ihren Ursprung genommen haben von damals lebenden Fischen, und zwar von den Dipnoern (= Doppelatmer), die schon eine Lunge besitzen und von welchen heute noch einige Arten in verschiedenen Erdteilen verstreut leben, — und von den Crossopterygiern (= Quastenflosser), einer Abteilung der Ganoiden (= Glanzschupper), von welchen es ebenfalls nur noch wenige rezente Arten gibt, denen aber im Devon einst eine ziemlich bedeutende Verbreitung zukam. Vor allem die Stegocephalen zeigen in Bezug auf das Skelett des Kopfes und des Schultergürtels eine ganze Reihe von Ähnlichkeiten mit diesen Lungen-Fischen, welche ihrerseits wieder von uralten Haifischahnen abgeleitet werden können, von denen es im Devon und Carbon wimmelte, und die teilweise bis ins Silur zurückgehen.

Literaturverzeichnis.

1892 Adolphi, H., „Über Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien. I. Bufo variabilis Pall.“ Morphol. Jahrb. XIX. Bd.

1895 Adolphi, H., dito. „II. Pelobates fuscus Wagl. u. Rana esculenta L.“ Morphol. Jahrb. XXII. Bd.

1906 Ballowitz, „Über das regelmäßige Vorkommen auffällig heteromorpher Spermien im reifen Sperma des Grasfrosches Rana muta Laur.“ Zool. Anz. Bd. XXX. Nr. 23. S. 730 ff.

1898 Beer, Th., „Die Akkomodation des Auges bei den Amphibien.“ Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 73.

1900 Bernstein, J., „Lehrbuch der Physiologie des tierischen Organismus im speziellen des Menschen.“ II. Aufl.

1891 Bertacchini, P., „La Spermatogenesi nella Rana temporaria.“ International. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 8.

1895 Bethe, A., „Die Nervenendigungen im Gaumen und in der Zunge des Frosches.“ Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 44.

1892 Biedermann, W., „Über den Farbenwechsel der Frösche.“ Arch. f. d. ges. Physiol. des Menschen und des Tiere (Pflügers). Bd. 51.

1900 Bonin, M., „Histogenèse de la glande génitale femelle chez Rana temporaria.“ Arch. Biol. T. 17.

1883 Born, G., „Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anurenarten. Pflügers Archiv. Bd. XXXII.

1886 Born, G., „Weitere Beiträge zur Bastardierung zwischen dem einheimischen Anuren.“ Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXVII.

1895 Born, G., „Über die Ergebnisse der mit Amphibienlarven angestellten Verwachsungsversuche.“ Verh. d. anat. Ges. (Basel.)

1897 Born, G., Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven.“ Arch. f. Entw.-Mech. IV. S. 347 ff. u. 517 ff.

1906 Braus, „Vordere Extremität und Operculum bei Bombinator-Larven.“ Morph. Jahrb. Bd. 35. S. 139—220.

1852 Brücke, E., „Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Gefäßsystems. I. Über die Mechanik des Kreislaufs bei den Amphibien.“ Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wissensch.; math.-naturw. Cl. III. Bd. Wien.

1905 Claus-Grobben, „Lehrbuch der Zoologie.“ Marburg.

1897 Dürigen, B., „Deutschlands Amphibien und Reptilien.“

1900 Edinger, L., „Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Tiere.“ Leipzig.

1893 Engelmann, „Über den Ursprung der Muskelkraft.“ Leipzig.

1906 Fuchs, R. F., „Zur Physiologie der Pigmentzellen.“ Biol. Centralbl., Heft 23, 24, S. 863 ff. u. 888 ff.

1901 Gadow, H., „Amphibia and Reptiles.“ The Cambridge Natural History. Vol. VIII.

1896, 97, 1901, 04 Gaupp, E., „Ecker-Wiedersheims Anatomie des Frosches.“ Bd. I—III. III. resp. II. Aufl.

1898 Gegenbaur, C., „Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.“ 1. Bd. 1902, II. Bd.
1875 Goette, A., „Die Entwicklungsgeschichte der Unke.“
1865 Goltz, F., „Einige Versuche über den Nervenmechanismus, welcher während der Begattung der Frösche tätig ist.“ Centralbl. f. d. Mediz. Wissenschaft. 3. Jahrg.
1866 Goltz, F., „Weiteres über den Nervenmechanismus, welcher bei der Begattung der Frösche tätig ist.“ Centralbl. f. d. Medizin. Wissensch. 4. Jahrg.
1869 Goltz, F., „Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervencentren des Frosches.“ Berlin.
1903 Harrison, R. Gr., „Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien.“ Arch. f. mikr. Anat. Bd. 63.
1861 Heinemann, C., „Über den Respirationsmechanismus der Rana esculenta und die Störungen desselben nach Durchschneidung der Nervi vagi.“ Virchows Archiv. Bd. 22.
1868 Hermann, „Untersuchungen zur Physiologie der Muskeln und Nerven.“ I—III. Berlin.
1902 Hertwig, O., „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte.“ Jena.
1905 Hertwig, R., „Über das Problem der sexuellen Differenzierung.“ Verh. d. deutsch. Zool. Ges.
1906, 07 Hertwig, R., „Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem.“ Verh. d. deutsch. Zool. Ges.
1873—78 Hoffmann, C. K., „Die Amphibien.“ Bronns Classen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 6.
1888 Jordan, P., „Die Entwicklung der vorderen Extremität der anuren Batrachier. Dissertation. Leipzig.
1897 Klaatsch, H., „Zur Frage nach der morphologischen Bedeutung der Hypochorda.“ Morphol. Jahrb. Bd. 25,
1906 Klunzinger, „Über einige eigentümlich gefärbte und gezeichnete, besonders melanische Grasfrösche.“ Ber. d. Senkenbergischen naturforschenden Gesellsch. in Frankfurt a. M.
1892 Knauthe, „Zur Biologie der Batrachier.“ Zool. Anz.
1907 Korschelt, E., „Regeneration und Transplantation.“ Jena.
1902 Korschelt, E. und K. Heider, „Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte.“ Jena. Allgem. Teil.
1891 Lebrun, H., „Recherches sur l'appareil génital femelle de quelques Batraciens indigènes. La Cellule T. 7.
1902 Lebrun, H., „La vésicule germinative et les globules polaires chez les Anoures. Les cinèses sexuelles des Anoures.“ La Cellule. T. XIX.
1876 Leydig, F., „Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien.“ Bonn.
1877 Leydig, F., „Die anuren Batrachier.“
1877 Leydig, F., „Über den Bau der Zehen bei Batrachiern und die Bedeutung des Fersenhöckers.“ Morphol. Jahrb. II.
1894 Liebert, J., „Die Metamorphose des Froschmundes.“ Dissertation. Leipzig.
1906 Loeb, J., „Vorlesungen über d. Dynamik d. Lebenserscheinungen.“ Leipzig.
1892 Loos, A., „Über Amphistomum subclavatum Rud. und seine Entwicklung.“ Festschr. f. Leuckart.
1894 Loos, A., „Die Distomen unserer Fische und Frösche. Neue Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Distomenkörpers.“ Zoologika. H. 16.
1905 Lukas, Fr., „Psychologie der niedersten Tiere.“ Wien und Leipzig.
1894 Marcacci, A., „L'asphyxie chez les animaux à sang froid.“ Arch. ital. de Biolog. T. 21.

1895 Marcacci, A., „Les rapports des organes de la respiration et de la natation chez les pulmonées aquatiques. Arch. ital. de Biolog. T. 22.
1907 Metcalf, M. M., „Studies on opalina.“ Zool. Anz. Bd. XXXII. Nr. 3/4. S. 110.
1874 Mirart, St. G., „The commun Frog.“ Nature Series. London.
1900 Morgan, C. Lloyd, „Animal behaviour.“ London.
1904 Morgan, Th. H., „Die Entwicklung des Froscheies.“ II. Aufl. übers. von Solger.
1907 Morgan, Th. H. und M. Moszkowski, „Regeneration.“ Leipzig.
1907 Nowikoff, M., „Über das Parietalauge von Lacerta agilis und Anguis fragilis.“ Biol. Centralbl. Bd. XXVII. Nr. 12, 13. S. 364 ff.
1895 Nußbaum, M., „Zur Mechanik der Eiablage bei Rana fusca.“ Arch. für mikr. Anat. Bd. 46.
1896 Nußbaum, M., „Können die Weibchen der Rana fusca ohne Beihilfe der Männer Eier legen?“ Sitzungsber. d. Niederrh. Ges. f. Natur- und Heilkunde. Bonn. Bd. 24.
1897 Nußbaum, M., „Zur Mechanik der Eiablage bei Rana fusca: II. Mitteilung.“ Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48.
1906 Nußbaum, M., „Mutationserscheinungen bei Tieren.“ Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52.
1906 Nußbaum, M., „Über den Einfluß der Jahreszeit, des Alters und der Ernährung auf die Form der Hoden und Hodenzellen der Batrachier.“ Arch. f. mikr. Anat. Bd. 68.
1896 Oppel, A., „Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere.“ Jena. 1. Teil „Der Magen.“ 2. Teil „Schlund und Darm.“ 1897.
1902 Ostwald, W., „Lehrbuch der allgemeinen Chemie.“
1903 Parker, G. H., „The skin and the eyes as receptive organs in the reactions of frogs to light.“ Americ. Journ. of Physiol. Vol. X. No. 1.
1883 Pflüger E. und W. Smith, „Untersuchungen über Bastardierung der anuren Batrachier und die Prinzipien der Zeugung. I. Teil: Experimente über Bastardierung der anuren Batrachier.“ Pflügers Archiv. f. die ges. Physiol. Bd. 32.
1883 Pflüger E. und W. Smith, II. Teil: „Zusammenstellung der Ergebnisse und Erörterungen der Prinzipien der Zeugung.“ Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 32.
1884 Pflüger E. und W. Smith, „Über die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zellteilung. III. Abhandl.“ Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 34.
1908 Reichenow, E., „Beispiele von Abweichungen in der Zahl der Hintergliedmaßen bei Rana esculenta.“ Z. Anz. Bd. 32, S. 677.
1758 Rösel von Rosenhof, „Historia naturalis ranarum nostratium.“ Nürnberg.
1902 Schneider, K. C., „Lehrbuch der vergleichenden Histologie.“ Jena.
1904 Spemann, H., „Über experimentell erzeugte Doppelbildungen mit cyclopischem Defekt. Zool. Jahrb. Supplement VII. Festschrift f. Weismann.
1906a Spemann, H., „Über embryonale Transplantation. Verhandl. d. 78. Versammlung deutsch. Naturforscher und Ärzte.
1906b Spemann, H., „Über eine neue Methode der embryonalen Transplantation.“ Verhandl. d. deutsch. Zool. Ges.
1907a Spemann, H., „Neue Tatsachen zum Linsenproblem.“ Zool. Anz. Bd. XXXI. Nr. 11/12.
1907b Spemann, H., „Zum Problem der Korrelation in der tierischen Entwicklung.“ Verhandl. d. deutsch. Zool. Ges.
1905 Steiner, „Grundriß der Physiologie des Menschen.“ 9. Aufl.
1898 Tornier, G., „Ein Fall von Polymelie beim Frosch mit Nachweis der Entstehungsursachen.“ Zool. Anz. S. 372.

1907 Tornier, G., „Nachweis über das Entstehen von Albinismus, Melanismus und Neotenie bei Fröschen.“ Zool. Anz. 32. Bd. No. 9/10.
1906 Tretjakoff, D., „Die vordere Augenhälfte des Frosches.“ Z. f. wiss. Zool. Bd. 80, S. 327—410.
1907 Tschernoff, N. D., „Zur Embryonalentwicklung der hinteren Extremitäten des Frosches.“ Anat. Anz. Bd. 30. Nr. 24. S. 593 ff.
1903 Verworn, „Allgemeine Physiologie.“ 4. Aufl.
1904 Weismann, A., „Vorträge über Deszendenztheorie.“ Jena.
1906 Wiedersheim, R., „Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.“ Jena.
1897 Wild, M., „Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung der hinteren Extremität der anuren Amphibien mit besonderer Berücksichtigung des Beckengürtels.“ Dissertation. Leipzig.
1890 Woltersdorff, W., „Rana agilis in Böhmen.“ Zool. Anz.
1907 Woodland, W., „A curious instance of Polymely in the commun Frog.“ Z. Anz. Bd. 32, S. 354.
1897 Wundt, W., „Vorlesungen über die Menschen- und Tierseele.“
1903 Yerkes, R. M., „The Instincts, Habits and Reactions of the Frog.“ Harvard Psychol. Stud. I. Psychol. Review Monograph. 4.
1905 Yerkes, R. M., „The sense of Hearing in Frogs.“ Journ. of Comparat. Neurology and Psychol. Vol. XV. No. 4.
1905 Yerkes, R. M., „Lähmung und Hemmung der Reaktionen auf taktile Reize durch akustische Reize beim Frosch.“ Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 107. S. 207—237.
1872 Zeller, E., „Untersuchungen über die Entwicklung von Diplozoon paradoxum.“ Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 22.
1876 Zeller, E., „Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Polystomeen.“ Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 27.
1877 Zeller, E., „Untersuchungen über die Fortpflanzung und Entwicklung der in unsern Batrachiern schmarotzenden Opalinen.“ Zeitschr. f. wissenschaftliche Zool. Bd. XXIX. S. 352.
1902 Ziegler, H. E., „Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere.“ Jena.
1887—90 Zittel, K. A., „Handbuch der Paläontologie. I. Abt.: Paläozoologie.“ III. Bd.
1907 Zschokke, F., „Rana fusca Rösel und Triton alpestris Laur. als Bewohner der Hochalpen.“ Wochenschr. f. Aquar.- u. Terrar.-Kunde. IV. Jahrg. S. 586 ff.
1906 zur Straßen, O., „Die Geschichte der T-Riesen von Ascaris megalocephala.“ Zoologica. Bd. 17, Heft 40.
1908 zur Straßen, O., „Die neuere Tierpsychologie.“ 79. Vers. D. Naturf. und Ärzte (Dresden).

Register.

A.

Abgabe der Stoffe 127 ff.
Accessorius 40.
Acetabulum 16.
Achsencylinder 41.
Aderhaut 49.
Adventitia 61.
Äquatorialplatte 85.
Akromion 14.
Ampulle 46.
analog 14.
Anaphase 85.
animaler Pol 88.
Annulus tympanicus 20. 45.
Anuren, Bestimmungstabelle der einheimischen 189.
Aortenbögen 54, 55.
Aquaeductus Sylvii 32.
Archenteron 94.
Area centralis retinae 50.
arteriell 59.
Arterien 54.
Assimilation 125 ff.
Associationszellen 42.
Asterstadium 85.
Atlas 11. 19.
Atmung 118 ff.
Atrien 52.
Augen 48 ff.
Augenblasen 101.
Augenhöhle 20.
Augenkammer 50.
Axon 41.

B.

Basalzellen 45.
Bastardierung 163.
Bauchspeicheldrüse 72.
Becherzellen 71.
Becken 15.
Beckengürtel 15.
Beckenhöhle 16.
Befruchtung 89 ff.
Belegknochen 19.
Bewegungen 134. 142-146.
Bidderscher Längskanal 75.
Bildungsdotter 82.
Bindegewebe 21. 22.
Biologie 165 ff.
Blastocoel 94.
Blastoderm 94.
Blastomeren 91.
Blastula 94.
blinder Fleck 50.
Blutgefäße 52 ff. 106 ff.
Blutkörperchen 63. 64.
Bögen, obere 12.
Bogengänge 46.
Bowmannsche Kapsel 76.
Brunstwarzen 4. 44.
Brustbein 15.
Brustbeinbildungen 13 ff.
Bulbus cordis 53.
„ oculi 48.

C.

Canalis centralis 30.
Canalis neurentericus 100.
Cardia 70.
Carotisdrüsen 55. 61. 69.
Carpalia 16.
Cartilago epicoracoidea 14.
„ procoracoidea 14.
Cauda equina 35.
Cavum nasi 66.
„ tympani 45.
Cement 66.
Centralia 16.
Cerebellum 31.
Cerebralkranium 19.
Chiasma 32.
Choanen 66.
Chorda dorsalis 97.
Chorioidea 49.
Chorion 88.
chromaffine Zellen 78.
Chromosomen 85. 86.
Clavicula 14.
Coelom 105.
Collateralen 41.
Columella auris 20. 45. 46.
Commissuren 33.
Condylus 19.
Corium 5.
Cornea 49.
Corpora adiposa 82. 83.
Corpus ciliare 49.
„ epitheliale 33. 48.
„ striatum 33.
„ vitreum 50.
Cristae acusticae 47.
Cutis 5.
Cylinderzellen 71.

D.

Darmbeine 15.
Darmkanal 65 ff. 103.
Darmlebervenen 107.
Daumenschwielen 8.
Deckknochen 19. 21.
Delamination 94.
Dendriten 41.
Dentin 66.
Diaphysen 22.
Diastole 61.
Diencephalon 32.
Dornfortsatz 12.
Dotterhaut 88.
Dotterkern 88.
Dotterpfropf 95.
Drüsenschicht 71.
Ductus choledochus 71. 104.
Ductus cystici 73.
„ deferens 75. 78.
„ endolymphaticus 46.
„ hepatici 73.
„ pancreaticus 73.
„ Wirsungianus 73.
Dünndarm 70. 71.
Duodenum 70.
Dura mater 29.
Dyasterstadium 85.

E.

Eibildung 87 ff.
Eierstock 80.
Eierstockeier 82.
Eileiter 82.
Ektoderm 95.
elastische Fasern 22.
Elle 16.
Embryo 95.
Endbäumchen 42.
Enddarm 71.
Endfaden 29.
Endocardium 61.
Endolymphe 46.
Endorhachis 29.
Endothel 61.
Endplatte 32.
Endscheiben 44.
Entoderm 95.
Entwicklungserregung, künstliche 162.
Entwicklungsmechanik 152.
Entwicklungsphysiologie 151 ff.
Ependymgewebe 42.
Epicardium 61.
Epidermis 5. 103.
Epiphysen 22.
Epiphysis 32. 33.
Episternum 15.
Epithelkörperchen 69.
Ernährungsorgane 65 ff.
Erythrocyten 63.
eumitotische Reifungsteilung 87.
Exkretionsorgane 74 ff. 108. 109.
Exkrete 129.
Externa 61.
extratestikuläres Hodennetz 79.
Extremitäten 16. 17.
Extremitätenskelett 16 ff.

F.

Facialis 38. 39.
Farbe 9. 10.
Farbenwechsel 9. 130-133.
Fascia dorsalis 23.
Fenestra ovalis 45.
„ vestibuli 45.
Fersenhöcker 3. 19.
Fettkörper 82. 83.
Fettzellen 83.
Filum terminale 29. 35.
Finger 16.
Fissura mediana ventralis 30.
Fissura sagittalis 32.
Flügelbein 21.
Follikelbildung 80.
Follikelzellen 84.
Foramen magnum 19.
„ Monroi 33.
„ vertebrale 12.
Foramina 21.
Fossa rhomboidalis 30.
Fovea germinativa 89.
„ limbica 32.
Froschlurche, Bestimmungstabelle der einheimischen 189.
Fundusdrüsen 71.
Fundusregion 70.
Furchung 91 ff.
Furchungshöhle 94.
Furchungskern 91.
Fußwurzelknochen 16.

G.

Gallenblase 73. 104.
Gallenkapillaren 73.
Ganglienzellen 41.
Ganglion acusticum 38.
„ basale 33.
„ ciliare 39.
„ Gasseri 38. 39.
„ jugulare 38. 39.
„ prooticum commune 38. 39.
Ganglion solare 41.
„ trigemini 38. 39.

Gastrula 95.
Gastrulation 94 ff.
Gaumenbein 21.
Gehirn 30 ff. 100. 101.
Gehirnnerven 37 ff.
Gehörorgan 45. 102. 147. 148.
Gelenkballen 7.
Gelenkfortsatz 12.
Gelenkkopf 19.
Genitalkanäle 109.
Geruchsorgan 45. 147.
Geschlechtsbestimmung 162. 163.
Geschlechtsdrüsen 78 ff. 109.
Geschlechtsorgane 78 ff. 109.
Geschmacksorgane 144. 146.
Geschmackssinn 44.
Gesicht 148. 149.
Glandula intermaxillaris 66.
Glandula pituitaria 34.
„ supravenalis 78.
„ thyreoidea 68.
Glaskörper 50.
glatte Muskeln 27.
Gliazellen 42.
Gliedmaßen 16 ff.
Glomerulus 76.
Glomeruluskapsel 76.
Glossopharyngeus 40.
Grasfrosch 179-181.
graue Substanz 30.
Grenzstrang 40.

H.

Haarzellen 48.
Hämatoblasten 64.
Hämoglobin 63.
halbzirkelförmige Kanäle 46.
Handwurzelknochen 16. 18.
Harder'sche Drüse 51.
Harnblase 71. 72.
Harnkanälchen 75.
Haupthörner 20.
Haut 4 ff.
Hautdrüsen 6. 7.
Hautsinnesorgane 44.
Havers'sche Kanäle 22.
Hensen'sche Mittelscheibe 28.
Hepar 73.
Herz 52. 53. 106.
Herzbeutel 52.
Herzkammer 52.
Herzklappen 53.
Hinterhauptsbeine 19.
Hirnbläschen, primäre 100.
Hoden 78. 79.
Hodennetz 79.
Hörknöchelchen 20. 45.
Hörorgan 47.
Hohlvene 57.
homolog 14.
Hornhaut 49.
Hornschicht 5.
Hüllen des Centralnervensystems 29.
hyaliner Knorpel 22.
Hyla arborea 185-187.
Hypochorda 105.
Hypophysis 32. 34. 103.

I.

inäquale Furchung 91.
Individualität der Chromosomen 86.
Infundibulum 32.
Innenepithel 80.
Inscriptiones tendineae 25.
Integument 4 ff.
Interferenzzellen 9.
Intermedium 16.
Intima 61.
intratestikuläres Hodennetz 79.
Isthmusgrube 33.
Isthmus rhombencephali 31.

J.

Jacobson'sches Organ 66.

K.

Kalkknorpel 22.
Kalksäckchen 35. 46. 48.
Karyokinese 84. 85.
Kehlkopf 68.
Kehlsack 67.
Keilbein 21.
Keimbläschen 82.
Keimblätter 94 ff.
Keimflecken 82.
Keimperiode 84.
Keimschicht 5.
Keimzone 84.
Kieferzähne 66.
Kiemenbögen 104.
Kiemenplatte 98.
Kiemenspalten 104.
Kloake 71.
Knochen 22.
Knochenhaut 23.
Kopfdarm 65.
Kopulationsbahn 89.
Kreislauf 59. 60.

L.

Labdrüsen 71.
Labia vocalia 68.
Labyrinth 45. 46.
Labyrinthorgan 45.
Labyrinthregion 19.
Lagena 46.
Lamina terminalis 32.
Larynx 68.
Laubfrosch 185-187.
Leber 73. 104.
Leberpfortader 59.
Lederhaut 6.
Leibeshöhle 52. 105.
Leistungen des Organismus 130 ff.
Leucocyten 64. 72.
Lid 51.
Linea alba 25.
Linse 50. 101.
Lobi optici 31.
Lobus olfactorius 32.
Lungen 68. 104.
Lymphgefäßsystem 62.
Lymphherzen 63.
Lymphkapillaren 63.
Lymphkörperchen 64.
Lymphsäcke 7. 62.

M.

Macula neglecta 47.
Magen 70.
Magensaftdrüsen 71.
Magenschleimdrüsen 71.
Makromeren 93.
Mandibula 20.
Mantel 33.
markhaltige Nervenfasern 42.
markhaltige Nervenfasern 42.
Markscheide 42.
Markzellen 78.
Meckel'scher Knorpel 20. 21.
Media 61.
Medullarfalten 97.
Medullarfurche 98.
Medullarplatten 98.
Medullarrohr 98.
Melanophoren 9.
Mesencephalon 31.
Mesenterium 74.
Mesoderm 96.
Mesonephros 109.
Mesorchium 78.
Mesovarium 80.
Metamorphose 109 ff.
Metaphase 85.
Metencephalon 31.
Mikromeren 93.
Milz 73.
Milzpulpa 73.
Mitose 84. 85.
Mitteldarmdrüsen 72. 73.
Mittelfußhöcker 3. 19.
Mittelfußknochen 16.
Mittelhandknochen 16.
Moorfrosch 182. 183.
Morula 94.
Mucosa 71.
Müller'scher Gang 82.
Müller'sche Kapsel 76.
Muscularis 71. 72.
Muskelschicht 71.
Muskeltätigkeit 135 ff.
Muskulatur 23 ff.
Myelencephalon 30.
Myelinscheide 42.
Myocardium 61.

N.

Nahrungsaufnahme 121 ff.
Nahrungsdotter 82.
Nasenbein 21.
Nasenhöhle 20. 66. 102.
Nebennasenhöhlen 66.
Nebenniere 74. 78.
Nephrostome 76.
Nervenhügel 102.
Nervenleisten 101.
Nervensystem 28 ff. 99 ff.
Nerventätigkeit 139 ff.
Nervenzellen 41.
Netzhaut 49. 50.
Neurilemna 42.
Neurofibrillen 41.
Neuroglia 42.
Neuron 42.
Nickhaut 51.
Nieren 74 ff. 108. 109.
Nierenkörperchen 75. 76.
Nierenpfortader 59.
Normalsalzwasser 64.
Nucleoli 82.
Nucleus 82.

O.

Oberarm 16.
Oberhaut 5.
Oberkiefer 21.
Oberlippe 65.
Oberschenkel 16.
Odontoblastenschicht 67.
Oesophagus 70.
Ohrhöhle 19.
Ohrsteine 47.
Omosternum 15.
Ontogenie 83 ff.
Oocyten 87.
Oogenese 87 ff.
Oogonium 87.
Operculariöcher 111.
Operculum 46.
Orbitalregion 20.
Osteoblasten 22.
Osteoblastenschicht 67.
Ostium abdominale 82.
Otolithen 47.
Ovarium 80.
Ovidukt 82.

P.

Palaeontologie 193. 194.
Pallium 33.
Pankreas 72. 104.
Papilla basilaris 47.
„ nervi optici 50.
Paraphysis 32. 34.
Parasiten 102.
Paraxone 41.
parietal 62.
Parietalorgan 48.
Pars basilaris 46.
„ neglecta 46.
„ pubica 16.
Paukenhöhle 45.
Pedunculi cerebri 32.
Penetrationsbahn 89.
pentadaktyl 16.
Perilymphe 47.
Periost 23.
peripheres Nervensystem 34.
Peritoneum 52.
Pflugscharbein 21.
Pfortader 59.
Pfortaderkreislauf 57.
Phagocyten 72.
Phalangen 16.
Phylogenie 193. 194.
Physiologie 116 ff.
Pia mater 29. 49.
Pigmentblatt 50.
Pigmentzellen 8.
Pinealorgan 33. 48.
Plasma 63.
Plektrum 46.
Plexusbildungen 35. 36.
Plexus chorioideus 32.
postbranchialer Körper 68.
Postreduktionsteilung 86.
Praehallux 19.
Praereduktionsteilung 86.
Primitivgrube 97.
Primordialcranium 19.
Processus obliquus 12.
„ spinosus 12.
„ superior 16.

Processus transversus 12.
Proctodaeum 103.
Pronationsstellung 18.
Pronephros 108.
Prophase 85.
pseudomitotisch 86.
Psychologie 149-151.
Pulpahöhle 66.
Pupille 49.
Pylorusteil 70.

Q.

Quadratjochbein 21.
Querfortsatz 12.
quergestreifte Muskeln 23 ff. 135 ff.

R.

Rabenschnabelbein 14.
Rachendrüsen 66.
Rami communicantes 35. 40.
Rami intergangliares 40.
Rana agilis 184. 185.
„ arvalis 182. 183.
„ esculenta 177-179.
„ muta 179-181.
Ranidae, Bestimmungstabelle der 187. 188.
Ranvier'sche Schnürringe 42.
Rauttengrube 30.
Rectum 71.
Reduktion 86.
Reduktionsteilungen 86.
Regeneration 161. 162.
Reifungsspindel 88.
Reifungsteilungen 84. 86.
Reifungszone 84.
Rektusscheide 25.
Remak'sche Nervenfasern 42.
Retina 49. 50.
Richtungskörper 88. 89.
Richtungsspindel 88. 89.
Riechzellen 45.
Riesenspermatozoen 80.
Rindenzellen 78.
Rückenmark 29. 30. 43. 99.
Rückenmarksnerven 34 ff. 101.
Rumpfdarm 70.

S.

Sacculus 46.
Saccus endolymphaticus 46.
Sagittalnaht 21.
Samenbildung 83 ff.
Samenblase 78.
Samenenkelzellen 84.
Samenfäden 80.
Samenkanälchen 79.
Samentochterzellen 84.
Scapula 14.
Schädel 19 ff.
Schallblasen 4. 67.
Schaltzellen 42.
Schambein 15.
Scheitelbeine 21.
Schienbein 16.
Schilddrüsen 21. 68. 104.
Schleimschicht 5.
Schleimzellen 71.
Schlüsselbein 14.
Schlund 70.
Schmelz 66. 67.
Schulterblatt 13.
Schultergürtel 13 ff.
Schuppenbein 21.
Schwann'sche Scheide 42.
Schwanzdarm 104.
Schwimmhäute 8.
Sclera 48.
Sclerotica 48.
Segmentalgang 108.
Sehnengewebe 22.
Sehorgane 48 ff. 101.
Seitenlinien 102.
Seitenorgane 102.
Seitenplatten 105.
Sekrete 128.
Septen 63.
Septum atriorum 53.
„ nasi 66.
Serosa 71. 72.
Serosa-Epithel 68.
Sesambeine 18. 19.
Sinnesepithel 45. 48. 50.
Sinnesorgane 44 ff. 101 ff. 146 ff.
Sinnesplatte 98.
Sinneszellen 44.
Sinus venosus 53.
Sitzbein 15.
Skelett 11 ff.
Somiten 105.
Sommerzellen 78.
Speiche 16.
Speiseröhre 70.
Spermatiden 84.
Spermatocyten 84.
Spermatogenese 83 ff.
Spermatogonien 84.
Spermatozoen 80. 84.
Spinalganglien 35.
Spinalnerven 34.
Spindel 85.
Spindelzellen 64.
Spirem 84.
Springfrosch 184. 185.
Stäbchen 50.
Statolithen 47.
Steißbein 11. 12.
Sternum 15.
Stimmerzeugung 133. 134.
Stimmlade 68.
Stimmlippen 68.
Stimmritze 68.
Stirnbeine 21.
Stirnorgan 48.
Stoffwechsel 118 ff.
Stomodaeum 103.
Stratum compactum 6. 7.
„ corneum 5.
„ germinativum 5.
„ medium 80.
„ mucosum 5.
„ proprium 71.
„ spongiosum 6.
Stützzellen 42. 45. 48.
Submucosa 72.
Substantia adamantina 67.
Substanzen des Organismus 116 ff.
Sulcus medianus dorsalis 29.
Supinationsstellung 18.
Suprascapula 13.
sympathisches Nervensystem 40. 43.
Systematik 177 ff.
Systole 60.

T.

Tapetum 50.
Tarsalia 16.
Tastflecke 44.
Tastsinn 44.
Tectum synoticum 19.
Tegmentum vasculosum 46.
Tela chorioidea 31. 32.
Telencephalon 32.
Telophase 86.
Temperatursinn 44.
Testis 78.
Tetanus 137.
Thymusdrüsen 68. 104.
totale Furchung 91.
Tractus opticus 32.
Tränennasengang 51.
Transplantation 157 ff.
Trigeminus 38. 39.
Trommelfell 3. 45.
Truncus arteriosus 53.
Tuba Eustachii 66.
Tympanum 45.

U.

Unterarm 16. 17.
Unterarmknochen 17.
Unterhautgewebe 7.
Unterkiefer 20.
Unterschenkel 16. 18.
Unterschenkelknochen 18. 19.
Urdarm 94.
Urgeschlechtszellen 80. 83.
Urmund 94.
Urniere 109.
Urnierengang 109.
Urogenitalsystem 74 ff.
Ursamenzellen 83.
Ursegmentplatten 105.
Urwirbel 105.
Uterus 82. 88.
Utriculus 46.

V.

Vagus 40.
Vasa afferentia 55.
„ efferentia 75.
Vas deferens 75.
Vasothel 61.
vegetativer Pol 88.
Venen 56. 57.
venös 59.
ventraler Kiemenrest 69.
Ventriculus (im Gehirn) 32. 33.
Ventriculus (im Herzen) 52.
Verbreitung, geograph. 190-193.
Verdauung 122.
Vesica fellea 73.
Vesicula seminalis 78.
visceral 62.
Visceralcranium 19.
Vorderdarm 70.
Vorkammer 52.
Vorkern, ♂ u. ♀ 91.
Vorkiefer 21.
Vorniere 108.
Vornierengang 108.

W.

Wachstumszone 84.
Wadenbein 16.
Wanderzellen 72.
Wasserfrosch 177-179.
weiße Substanz 30.
Wimpertrichter 76.
Wirbel 11.
Wirbelkörper 11.
Wirbelsäule 11.
Wolff'scher Gang 109.

X.

Xantholeukophoren 8.

Z.

Zähne 66. 67.
Zahnbein 66.
Zahncuticula 67.
Zahnkrone 66.
Zahnsockel 66.
Zapfen 50.
Zehen 16.
Zellnester 87.
Zellteilung 84-86.
Zirbeldrüse 32.
Zirbelstiel 32.
Zirkulationssystem 52 ff.
Zonula ciliaris 50.
„ Zinnii 50.
Zunge 20.
Zungenbein 20.
Zwergspermatozoen 80.
Zwischenkiefer 21.
Zwischenscheiben 28.
Zwischenstück 16.
Zwölffingerdarm 70.

Buchdruckerei Julius Klinkhardt, Leipzig.

DR. WERNER KLINKHARDT • VERLAG • LEIPZIG

GESCHICHTE

der alten Philosophie
als Weg der Erforschung
:: der Kausalität ::

für Studenten, Gymnasiasten und Lehrer

dargestellt von

Professor Dr. O. BERTLING

In biegsamem Umschlag M. 2.50

Dies Werk gibt eine kurze, aber außergewöhnlich klare Darstellung der gesamten alten Philosophie und ist so anregend geschrieben, daß jeder, der sich mit dem Thema beschäftigt, es gern zur Hand nehmen wird. Besonders als Leitfaden neben größeren Werken dieses Gebietes dürfte es allen, die vor dem Examen stehen, ganz vorzügliche Dienste leisten.

„Die Neue Freie Presse" schreibt:

„In aller Kürze soll nur auf diese kurze, sehr instruktive Darstellung der antiken Philosophie hingewiesen werden. Sie zeugt von gründlicher Beschäftigung mit den Quellen und einschlägigen Geschichtswerken, von selbständiger, oft recht glücklicher Auffassung strittiger Punkte, ist gut disponiert und gibt immer eine scharfe Charakterisierung der typischen Merkmale der betreffenden Weltanschauung im Vergleich mit jenen anderer Weltanschauungen. Der Fortschritt im Denken und die Ergebnisse desselben im Altertum werden herausgeschält, so daß, was nicht immer in ähnlichen Arbeiten zu finden ist, das historische Material eine gewisse Vereinheitlichung erfährt. Originell ist hier besonders die Betonung des Kausalitätsgedankens als Leitmotiv der Denkentwicklung und die scharfe Unterscheidung dreier Arten der Kausalität: zeitliche, seitlich verbindende, Wesenskausalität. Gymnasiasten und Studenten aller Fakultäten ist das Buch wärmstens zu empfehlen, besonders als Leitfaden neben größeren Werken dieser Art."

Monographien einheimischer Tiere
Herausgegeben von Professor Dr. H. E. Ziegler, Jena
und Professor Dr. R. Woltereck, Leipzig

Band 1

DER FROSCH

Zugleich eine Einführung in das praktische Studium des Wirbeltier-Körpers

Von Dr. FRIEDRICH HEMPELMANN

Leipzig 1908 • Verlag von
Dr. Werner Klinkhardt

Monographien einheimischer Tiere

Herausgegeben von

Prof. Dr. H. E. Ziegler in Jena u. Prof. Dr. R. Woltereck in Leipzig.

Je mehr unser Wissen über die uns umgebende Tierwelt wächst, um so schwerer wird es, aus der Fülle von Detailarbeiten systematischer, anatomisch-histologischer, physiologischer und embryologischer Art alles zusammenzufinden, was nun über irgend ein Tier oder eine Tiergruppe an wesentlichen Beobachtungen bekannt ist.

Meistens ist es nötig, aus einer Menge von in- und ausländischen Zeit- und Gesellschaftsschriften die betreffenden Abhandlungen herauszusuchen; nur für manche Tiergruppen kommen uns umfassende und dementsprechend umfängliche Monographien und Sammelwerke zu Hilfe, die dann aber meistens einen hohen Preis haben und deshalb nur beschränkte Verbreitung finden können.

Zudem gibt es wenige Monographien, welche alle Richtungen der zoologischen Forschung berücksichtigen, demnach sowohl in systematischer und morphologischer, als auch in histologischer, embryologischer und ökologischer Hinsicht über ihr Objekt Auskunft geben. Allerdings wird die Fauna des Mittelmeeres von der Neapler zoologischen Station in einer solchen umfassenden Weise behandelt, aber es gibt keine derartigen Werke für die Fauna der deutschen Wälder, Seen, Flüsse oder auch Küsten. Die systematischen Werke enthalten gewöhnlich sehr wenig über die Anatomie und Histologie der Tiere, die anatomischen Bearbeitungen lassen die Systematik und die Biologie (Ökologie) beiseite. In der Tat gibt es nur ganz vereinzelte Werke, welche alles Wissenswerte über ein Tier oder eine geschlossene Tiergruppe unserer Heimat bezw. Mitteleuropas in sich vereinigen, wie dies z. B. bei dem berühmten Buche von Huxley über den Flußkrebs der Fall ist.

Hier will unsere Monographiensammlung einsetzen, aber nicht mit kostbaren, alle Details umfassenden Werken, sondern mit knappen, nur das Wesentliche herausgreifenden Darstellungen.

Das Ziel ist also: Jedem Dozenten, Lehrer, Studierenden, Züchter, Liebhaber usw., der über ein Tier allseitig Bescheid wissen möchte, auf knappem Raume und für wenige Mark alles das an die Hand zu geben, was er braucht, um sich zu orientieren.

Zu diesem Zwecke haben die Unterzeichneten in Verbindung mit dem Verleger, Herrn Dr. Werner Klinkhardt in Leipzig, den Entschluß gefaßt, eine Reihe monographischer Beschreibungen einzelner Tiere der Heimat oder kleiner Gruppen einheimischer Tiere in handlichen

(Fortsetzung s. 3. Umschlagseite.)

Bändchen herauszugeben. Sie gehen von dem Gedanken aus, daß durch solche allseitige Darstellungen die Kenntnis der einheimischen Tierwelt immer mehr verbreitet und die Freude an der naturwissenschaftlichen Beobachtung geweckt und befördert werde.

Als Beispiel für die Stoffanordnung kann die vorliegende Monographie des Frosches dienen, wobei jedoch zu beachten ist, daß diese Arbeit als Einleitung für die Vertebraten-Monographien der Sammlung in vielen Kapiteln eine breitere Basis erhalten und weiter ausholen mußte, als das bei den anschließenden Monographien der Fall sein kann.

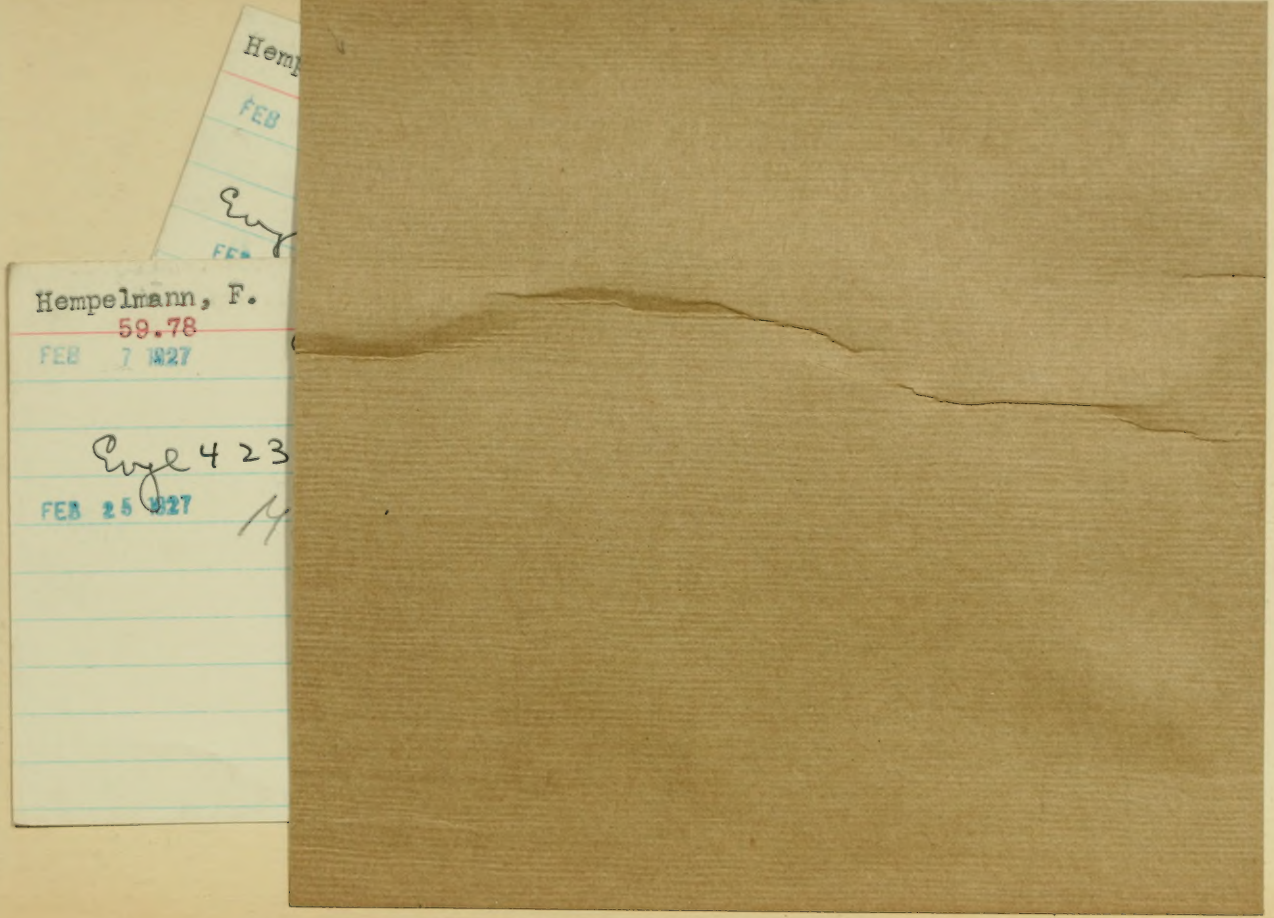
Es sind zunächst folgende Monographien in Arbeit genommen:

Professor Dr. Brehm, Elbogen: Die Copepoden.
Professor Dr. Escherich, Tharandt: Der Käfer.
Dr. L. Freund, Prag: Die Taube.
Privatdozent Dr. U. Gerhardt, Breslau: Das Kaninchen.
Professor Dr. Hesse, Tübingen: Der Regenwurm.
Oberstudienrat Professor Dr. Lampert, Stuttgart: Der Schmetterling.
Professor Dr. J. Meisenheimer, Marburg: Die Weinbergschnecke.
Dr. W. Meyer, Flensburg: Der Tintenfisch.
Dr. O. Steche, Gautzsch: Hydra und Hydroiden.
Privatdozent Dr. P. Steinmann, Basel, und Privatdozent Dr. E. Breßlau, Straßburg: Die Strudelwürmer.
Professor Dr. Urban, Plan: Die Spongilliden.
Dr. C. Walter, Basel: Die Hydracarinen (Hydrachniden).
Professor Dr. R. Woltereck, Leipzig: Daphnia.
Professor Dr. H. E. Ziegler, Jena: Die Flußmuschel.
Professor Dr. Zschokke, Basel, und Dr. G. Surbeck, München: Die Salmoniden.

Die Unterzeichneten geben die Sammlung der Monographien gemeinsam heraus, wobei aber jedes einzelne Bändchen nur einen Herausgeber hat, welcher dasselbe mit einem kurzen Vorwort versieht.

Jena und Leipzig 1908.

H. E. Ziegler. R. Woltereck.


Hempelmann, F.
59.78
FEB 7 1927
Engl 423
FEB 25 1927

AMNH LIBRARY
100126754